Beiträge zur Kenntniss der Wurzelknollen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

hohen philosophischen Facultät der Universität Rostock.

Eingereicht im Sommersemester des Jahres 1892

von

Max Drobnig
aus Berlin.

Breslau,
Druck von R. Nischkowsky.
1892.

Referent: Professor Dr. Falkenberg.

Dem Andenken

meines

verstorbenen Vaters und Schwiegervaters

in dankbarer Liebe und Ehrfurcht

gewidmet

vom

Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553618_0042

Im botanischen Sprachgebrauch bezeichnet man als „Knollen" solche Gebilde des Pflanzenkörpers, welche sich durch einen im Verhältniss zur Länge beträchtlichen Querdurchmesser auszeichnen, sich aber gleichzeitig gegen die benachbarten Pflanzentheile oder Organabschnitte von minder beträchtlichem Durchmesser abheben. Gewöhnlich tritt dieser Gegensatz nicht unvermittelt hervor, so dass den Knollen im Allgemeinen eine mehr oder weniger spindelförmige Gestalt zukommt, während bei unvermitteltem Uebergange eine gerundete Gestalt vorwiegt.

Bezüglich der „morphologischen Dignität" besteht eine grosse Mannigfaltigkeit.

Wir wissen, dass die Knollenbildung sich an Wurzeln, Stengelgebilden vollziehen kann. Wie bekannt können Wurzeln ausschliesslich an der Kollenbildung betheiligt sein, wie beispielsweise bei *Dahlia variabilis, Spiraea filipendula, Thladiantha dubia,* und anderen, oder die Knolle umfasst gleichzeitig eine Wurzel und einen mit ihrer Basis vereinigten Sprossabschnitt wie es bei den als Rettig und Radieschen bezeichneten Kulturformen von *Raphanus sativus* L. der Fall ist. Die Knolle entsteht hier aus dem unteren Abschnitte des hypocotylen Gliedes und der oberen Region der Keimwurzel. Bei der Knollenbildung der *Orchideen,* bei *Ficaria* und *Aconitum* sind gleichzeitig eine Sprossachse und deren Seitenwurzel betheiligt [1]).

Bei vielen Brutknospen beruht die knollige Anschwellung auf der abweichenden Ausgestaltung von Stammgliedern, so namentlich bei den Knöllchen in den Blattachseln gewisser *Begonia*-Arten [2]). Oberirdische Sprossachsen sehen wir bei *Cyclamen, Testudinaria* und vielen *Cacteen,* besonders bei *Mamillaria* in Knollenform auftreten.

Unterirdische, gewöhnlich mehrere gestauchte Internodien umfassende Sprossabschnitte liegen der Knollenbildung bei *Marantaceen, Sagittaria, Solanum tuberos., Apios tuberosa, Stachys*-Arten, *Helianthus tuberosus* und vielen anderen zu Grunde und können im Gegensatz zu den oberirdischen Stammknollen als *Rhizom*knollen zusammengefasst werden.

---

1) Vergl. Th. Irmisch: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Halle 1854.

2) Vergl. Duchartre: Developpement et structure des Bégonias tubéreux à l'état jeune. Compt. rend. 1883 T. XCVII. p. 114—116, sowie:

Duchartre, Observations sur lesous- genre Lemoinea (Bégonia tubéreux proprement dits) Paris 1889.

Eine eigenartige lokalisirte Knollenbildung kommt aber selbst bei den Achsenorganen in der Blüthenregion vor. Bei *Allium*-Arten und *Nothoscordum* beruht die Knollenbildung auf der Anschwellung des Blüthenbodens fehlschlagender Blüthen und erst neuerdings ist von Barber für *Nymphaea Lotus* ein ähnliches Verhalten angegeben worden[3]).

Die hier nur flüchtig berührte Mannigfaltigkeit der morphologischen Dignität steht im schroffen Gegensatze zu der durchgreifenden Uebereinstimmung der physiologischen Funktion.

Alle Knollen sind einerseits Speicherorgane für Reservestoffe, anderseits meist Organe für die ungeschlechtliche Vermehrung. Bezüglich der erst erwähnten Funktion der Speicherung von Reservestoffen scheinen die Knollen vorwiegend der Aufnahme stickstofffreier Verbindungen, insbesondere von Kohlenhydraten zu dienen. Am häufigsten treten letztere in Form von Stärke auf. An Stelle von Stärke speichern die Knollen von *Dahlia* und *Inula* das mit der Stärke isomere *Inulin*. In anderen Fällen treten isomere oder naheverwandte Kohlenhydrate als Pflanzenschleime an ihre Stelle, besonders in den bekanntlich desswegen verwertheten *Ophrydeen*knollen.

Die Aufspeicherung von Reservecellulose und Amyloidsubstanz, welche in seltneren Fällen die Hauptmasse des Materials von Samen bilden, kommt in Knollen höchst selten vor. Mir ist in dieser Richtung nur eine Mittheilung von Johanson bekannt geworden[4]).

Ebenso scheint die Speicherung von fetten Oelen, welche bei Samen mindestens mit gleicher Häufigkeit wie Stärkespeicherung vorkommt, bei Knollen ein seltener Fall zu sein. Nach Wiesner findet sich Fett in den Knollen von *Cyperus esculentus*[5]).

Die Speicherung stickstoffhaltigen, plastischen Materiales scheint für alle Knollengebilde der Aufsammlung von Kohlenhydrate gegenüber in den Hintergrund zu treten. Es läst sich freilich nicht läugnen, dass entsprechend der Vermehrung der die Speichergewebe bildenden Elemente in Knollen eine Bereicherung an Protoplasma erfahren. Doch ist dieses Plasma immer von wasserreichen Vacuolen durchsetzt oder es umschliesst in der bekannten Weise eine grosse centrale Vacuole.

Ein Zusammendrängen von Protoplasma innerhalb der Zellen, wie es an Vegetationspunkten allgemein der Fall ist, oder eine Speicherung von Proteinkörnern wie wir sie wiederum häufig in Samen antreffen, ist für Knollen noch nicht bekannt geworden.

Die Frage ob andere stickstoffhaltige Körper wie etwa das Asparagin

---

3) Vergl. C. A. Barber: on a chonge of flower to tubers in *Nymphaea Lotos* var. *monstrosa* (Annales of Botany IV. No. XIII. p. 105—115 Taf. V.).

4) Vergl. C. J. Johanson: Ueber das Vorkommen von als Reservenahrung fungirender Cellulose in den Zwiebelblättern von *Poa bulbosa* L. und in den Stammknollen von *Molinia coerulea* Moench. Bot. Centralbl. 1889. Bd. XXXVIII. No. 21 p. 697.

5) Vergl. Wiesner, Anatomie und Physiologie. Wien 1890. S. 203.

und verwandte Amide, oder auch die für einzelne Pflanzenarten charakteristischen Alcaloide, sofern Knollenbildung diesen Pflanzen zukommt, besonders reichlich in den Knollen vorhanden sind, ist eine offne[6]).

Bei der hohen Bedeutung, welche die Knollen für das Leben der sie erzeugenden Pflanzen besitzen, sind sie wiederholt Gegenstand der anatomischen Untersuchung gewesen. Besonders ist der Bau technisch oder medicinisch verwertheter Knollen mehrfach erörtert worden. Ich erwähne hier nur diejenigen Arbeiten, welche für die Lösung principieller Fragen, oder die Aufstellung allgemeiner Gesichtspunkte von Wichtigkeit sind. Specielle Punkte berührende Angaben werden am besten bei den betreffenden Pflanzenarten citirt. Die erste erwähnenswerthe Arbeit verdanken wir Dutrochet[7]), welcher die Untersuchung der Knollen von *Tamus communis* in Angriff nahm. Ihm folgte Hugo von Mohl mit seiner oft erwähnten Arbeit: „Ueber den Mittelstock von *Tamus elephantipes*[8]). Naegeli erläuterte den Bau und die Wachsthumsweise der Knollengebilde von *Brassica* und *Raphanus*[9]). Eine schätzenswerthe Bereicherung unserer Kenntnisse verdanken wir Schmitz, obwohl derselbe sich vornehmlich auf das Studium fleischiger Wurzeln und *Rhizome* beschränkte[10]).

Die erste zusammenfassende Darstellung lieferte uns De Bary[11]); dieselbe zeigte aber zugleich wie lückenhaft die Untersuchung der Knollengebilde bis dahin geblieben war. Diese Lücken sind später zum Theil durch die Specialuntersuchungen von L. Koch[12]), J. E. Weiss[13]), Arthur Meyer[14]), Alph. De Candolle[15]) ausgefüllt worden. Bald darauf schilderte Treub den besonders nach der biologischen Seite hin interessanten Bau und die Entwicklung der Knollen von *Myrmecodia echinata*[16]). Diese Periode der Vertiefung unserer Kenntnisse schloss Haberlandt durch seine physiologische Pflanzenanatomie ab, in welcher er den Systemen der Speicherung der plastischen Baustoffe eine besondere Berücksichtigung zu theil werden

---

6) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I. S. 292. 1881; nach der dortigen Angabe trifft man als Reservematerial: Amide in Kartoffeln, Rüben und neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern.

7) Nouvelles annales du Museum d'hist. nat. IV. 1835 p. 169.

8) Vermischte Schriften 1836. S. 186.

9) Beitr. zur wiss. Botanik I. 1864 p. 25.

10) Sitzb. Naturf. Ges. Halle 1874.

11) Vergl. Anatomie 1877. S. 531 und 640.

12) Untersuch. über die Entwickl. der *Crassulaceen* 1879; die vorläuf. Mittheil. hierzu erschien bereits 1876.

13) Flora 1880 Anatomie u. Physiologie fleischig verdickter Wurzeln.

14) Ueber *Aconitum Napellus*, Archiv. für Pharm. 1881. Band 219, Heft 3, S. 241—273.

15) Sur un caractère de la Batate (Archiv des scienc. phys. et natur.). 3 pér. tom. VII. 1882, p. 551—554.

16) Annal. du jard. Bot. de Buitenzorg IV. 1883.

lässt[17]). Seit jener Zeit sind nur noch zwei bedeutungsvollere Arbeiten von Arthur Meyer[18]) und Seignette[19]) erschienen.

Der Letztere giebt in seiner oben citirten Arbeit p. 625 an, dass die Reservestoffspeicher einerseits vornehmlich aus sekundären Geweben bestehen, anderseits aber entweder der primären Rinde, dem Marke oder dem interfascicularen Parenchym ihre Entwicklung verdanken. Für seine Arbeit legt er aber dieses anatomische Theilungsprincip nicht zu Grunde, sondern er hält sich vielmehr an die morphologische Unterscheidung, indem er nach einander behandelt, 1. Stammknollen, 2. Wurzelknollen, 3. Knollen aus Stamm und Wurzel, 4. Blattknollen, 5. Knollen an deren Bildung Stamm, Wurzel und Blätter (hierher nur *Anemone coronaria*) betheiligt sind und 6. Blüthenknollen. Bei Stamm- und Wurzelknollen unterscheidet er je zwei Gruppen, je nachdem sekundäre Gewebeformen vorhanden sind oder nicht.

Da auch durch diese Arbeiten das reiche Gebiet noch nicht erschöpft war, unternahm ich es gern, dem freundlichen Rathschlage des Herrn Professor Kny folgend, für eine Reihe von Knollen eine möglichst genaue anatomische Untersuchung nach vergleichenden und entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten in Angriff zu nehmen. Dabei beschränkte ich mich ausschliesslich auf die Untersuchung von „Wurzelknollen," soweit mir dieselben in frischem Zustande zugänglich waren, weil ich es für erspriesslicher erkannte, einer kleineren Anzahl von Objekten eine intensive Bearbeitung zu Theil werden zu lassen, als eine grössere Zahl von Objekten nur cursorisch zu untersuchen.

Eine die rein anatomischen Verhältnisse recht zutreffend berücksichtigende Darstellung giebt De Bary in seinem oben angeführten Werke. De Bary stützt sich dabei aber nicht allein auf die Untersuchung von Knollen, sondern mehr auf das Studium fleischiger Organe im Allgemeinen. Für solche giebt er an, dass das durchgreifende Merkmal in dem Zurücktreten der specifischen Holzelemente gegen das Parenchym zu suchen sei; dabei könne man zwei Fälle unterscheiden.

1. Der Holzkörper tritt gegenüber den ihn umgebenden Gewebeformen ausserordentlich zurück und zwar kann dann das Fleischigwerden des Organs einer bleibenden parenchymatischen primären Aussenrinde, oder der relativ starken Ausbildung des sekundären „Bastparenchyms" zufallen.

2. Der Holzkörper kann eine besondere Förderung erfahren und zwar durch relativ geringe Production specifischer Holzelemente, d. h. von Gefässen und Libriformfasern. Auch in diesem Falle sind zwei Möglichkeiten vorhanden; entweder sind schmale Holzstränge durch breite parenchymatische Markstrahlen getrennt, beziehungsweise zerklüftet, oder es wird fast aus-

---

[17]) l. c. S. 277—293 und l. c. 384—386.

[18]) Ueber die einheim. Knollen der *Orchideen*, Archiv f. Pharm. 1886, Band 2.

[19]) Recherches sur les tubercules, Revue génér. de Botanique. Paris 1889 I. p. 415 ff.

schliesslich Holzparenchym erzeugt, von welchem sich die Markstrahlen kaum unterscheiden lassen.

Für meine Darstellung kann ich mich auch nicht an diese De Bary'sche Eintheilung binden, da ich mich ausschliesslich mit dem Studium der Wurzelknollen beschäftigt habe. Es wurden hierbei die histologischen Verhältnisse in ihrem Zusammenhang mit der Entwicklung der Gewebegruppen aufzuklären gesucht.

Um die Eigenthümlichkeiten im Bau der Wurzelknollen sicher feststellen zu können, verfuhr ich dabei in der Art, dass ich mich bei jeder der behandelten Pflanzenarten zuerst über den Bau der nicht knollig verdickten Normalwurzeln unterrichtete. An den Knollenwurzeln unterschied ich dann nach dem Vorschlage von Carl Müller[20]) drei Regionen, nämlich: den Knollenträger, die Knolle selbst und das fadenförmige Knollenende. Da sich das letztere in seinem Bau gewöhnlich an den der Normalwurzeln anlehnt, setzte ich dieses in der Beschreibung voran, knüpfte daran die Besprechung der Knolle und schloss mit der Betrachtung des Knollenträgers, sofern sich ein solcher deutlich unterscheiden liess.

Zur Untersuchung gelangten die Knollen von:

Ficaria ranunculoides Moench.
Tradescantia crassifolia Cav.
Echeandia terniflora } Orteg.
Echeandia eleutherandra }
Oenanthe gymnorrhiza Brign.
Oenanthe globulosa Lin.
Thladiantha dubia Bunge.
Ecballium Elaterium Riv.
Aconitum Napellus L.
Aconitum Stoerk. Rchb.
Oxalis lasiandra Zucc.
Dahlia variabilis Desf.
Cirsium canum All.
Paeonia officinalis Retz.
Spiraea filipendula L.

Was nun die Anordnung des behandelten Stoffes betrifft, so ergiebt sich dieselbe naturgemäss aus der Kenntniss des anatomischen Baues der Normalwurzeln, in welchen durchweg eine strenge Sonderung zwischen Rindengewebe und Centralcylinder durchgeführt ist. Der letztere zeigt bald sekundäres Dickenwachsthum, bald lässt er ein solches vermissen. Man wird deshalb am besten, die Wurzelknollen nach diesen Gesichtspunkten gruppiren. Man kann demgemäss Knollen, deren Bildung wesentlich aus der mächtigen Entwicklung von Rindengeweben resultirt unterscheiden von solchen, deren Bildung auf der Vermehrung der Gewebe des Centralcylinders beruht. Von

20) Vergl. Sitzb. Naturf. Freunde Berlin 1884 No. 9, S. 165.

den letzteren kann man wieder drei principiell verschiedene Fälle anführen: Entweder ergiebt sich die Knollenbildung aus der starken Vermehrung des Phloemparenchyms, oder des Holzparenchyms, oder endlich des Markes. Selten sind diese Fälle in voller Reinheit gesondert; gewöhnlich treten Combinationen auf.

Knollen, deren Bildung wesentlich auf der geförderten Entwicklung des Rindenparenchyms beruht.

Ficaria ranunculoides.

Die in den Blattachseln dieser Pflanze zur Entwicklung kommenden, anfänglich kugeligen, später keulenförmig sich ausbildenden Knollen sind bezüglich ihres morphologischen Aufbaues von Th. Irmisch (l. c.) bearbeitet worden. Ihre Hauptmasse bildet nach dieser Untersuchung die am Grunde der blattachselständigen Knospe aus deren Achse hervorsprossende, in Bezug auf das Tragblatt median nach vorn fallende Seitenwurzel.

In der Jugend findet man ihren Scheitel mit einer vergänglichen und sich frühzeitig bräunenden Haube bedeckt. Eine Unterscheidung zwischen Knollenende, Knolle und Träger ist wegen der kugeligen Form von vornherein unmöglich; dagegen entwickeln sich ausser der Knollenwurzel am Grunde der sie nach oben abschliessenden Knospe zahlreich fadenförmige Seitenwurzeln. Dieselben zeigen folgenden höchst einfachen Bau.

Die tangential abgeplatteten Zellen der Epidermis zeigen stark verbogene Aussenwände, einzelne wachsen zu Wurzelhaaren aus.

Mit der Epidermis steht eine zartwandige Exodermis[21]) in lückenlosem Verbande; die Radialwände ihrer Zellen zeigen die Casparyschen Punkte. Bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure erweisen sich Epidermis und Exodermis allseitig verkorkt. Das nach innen der Exodermis folgende Rindengewebe besteht aus etwa zehn Schichten dünnwandiger stärkearmer, rundlich polygonalen Parenchymzellen, welche relativ weite Intercellularen zwischen sich lassen.

Die den zarten Centralcylinder einschliessende Endodermis setzt sich aus

---

21) Die wiederholt von den Forschern unterschiedene, der Epidermis unmittelbar anliegende Schicht, welche bald als hypodermale oder subepidermale Schicht, bald auch als Endodermis, oder äussere Endodermis bezeichnet wurde, ist wegen der schwankenden Auffassung dieser Ausdrücke von Vuillemin als Exodermis definirt worden. Vergl. La tige des Composées Paris 1884. p. 30 et 54. Die nähere Begründung dieser Unterscheidung hat derselbe Forscher später im Bull. soc. bot. de France 1886 tome 33. p. 80—84 gegeben. Auf die physiologische Bedeutung, welche der Exodermis im Verein mit der Epidermis zufällt, hat neuerdings P. Siedler in seiner Inaug. Diss. „Ueber den radialen Saftstrom in den Wurzeln." (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1891. Band V. S. 407—441 Tafel XV) hingewiesen. Siedler bezeichnet die Exodermis als Wurzelhypoderma l. c. S. 410.

18—20 prismatischen, dünnwandigen Zellen zusammen, deren Radialwände um ein Weniges stärker sind als die Tangentialwände.

Das einschichtige Pericambium besteht aus dünnwandigen verhältnissmässig weitlumiger Parenchymzellen. Die Xylemplatten sind bald in der Zwei- bald in der Dreizahl vorhanden; sie bestehen aus wenigen engen Spiralgefässen, an welche sich weitere Gefässe mit spaltenförmigen, leiterförmig angeordneten Hoftüpfeln centripetal anreihen. Ein markartiges Grundgewebe bleibt nicht erhalten. Das Phoem besteht aus nur wenigen zartwandigen Elementen. Die weitlumigen Elemente dürfen als Siebröhren gedeutet werden, obwohl es mir nicht gelang, selbst bei Anwendung des Microtoms, Siebplatten an ihnen aufzufinden. Die schmalen Phoemzellen entsprechen zweifellos den Geleitzellen.

Der Bau der Knolle unterscheidet sich principiell gar nicht von dem der Seitenwurzel. Epidermis und Exodermis sind verkorkt und zeigen den oben besprochenen Bau.

Beachtenswerth ist nur, dass die Aussenwände der Epidermiszellen ein wenig stärker sind als bei den Zellen der Fadenwurzeln. Auch macht die Gesammtwandung einen derberen Eindruck, was möglicherweise auf eine weitergehende Verkorkung zurückzuführen ist. An den Zellen der Exodermis beobachtet man hin und wieder eine starke Verdickung einzelner Aussenwände, ohne dass die Verdickung auf die Radialwände übergreift. Hierauf folgt das die Hauptmasse der Knolle ausmachende Rindengewebe, aus etwa 15 bis 18 Schichten weitlumiger, mit Stärke vollgepfropfter, dünnwandiger Parenchymzellen bestehend. Die Zellen der etwa drei bis fünf äussersten Schichten erscheinen auf Querschnitten tangential gestreckt, während die Zellen der zwei bis vier innersten tangential verkürzt sind; die Zellen der mittleren Schichten sind isodiametrisch und lassen grössere Intercellularen als die inneren und äusseren Schichten zwischen sich.

Alle stärkespeichernden Rindenzellen communiciren durch zahlreiche rundliche oder ellipsoidische, unregelmässig zerstreute Tüpfelcanäle, die kleinsten erscheinen selbst bei dreihundertfacher Vergrösserung fast punktförmig.

Der Zellkern wurde in stärkehaltigen Zellen durch Färbung mit Methylgrün-Essigsäure nachgewiesen. Er ist bald wandständig, bald central von Stärke umgeben zu beobachten. Die Endodermis zeigt auf den Querschnitten die Casparyschen Punkte. Ihre Tangentialwände werden durch concentrirte Schwefelsäure zerstört. Von Interesse musste es sein, die bereits von Caspary[22]) beobachtete Eigenthümlichkeit einzelner Endodermiszellen zu untersuchen. Der genannte Autor führt nämlich an: „Zwischen den zwei schwarzen Punkten der Zellen der Schutzscheide bei der *Victoria regia* sah ich auf ihrer horizontalen Querwand (ein Querschnitt) ein bräunliches, durch zwei dunklere Linien deutlich begrenztes Band. Noch viel deutlicher

[22]) Vergl. Pringsheim, Jahrb. Band I. S. 442.

zeigt sich dasselbe in der Schutzscheide der knolligen Wurzeln von *Ranunculus ficaria*. Ich weiss dies braune Band, welches fast wie eine Verdickung aussieht, obgleich der Querschnitt im Profil der Wand keine Spur davon zeigt, nicht zu deuten." — Ich habe bei der Untersuchung wiederholt auf den Querschnitten dieselbe Erscheinung wahrnehmen können, doch finde ich genau genommen kein Band, sondern zwischen je zwei Punkten eine straff ausgespannte, einer Tangentialwand täuschend ähnliche Lamelle.

Beobachtet man solche auf einem relativ dicken und etwas schief geführten Querschnitt, so erscheint die Lamelle natürlich als Band. Zunächst glaubte ich in dieser Lamelle eine Tangentialtheilung der Endodermiszellen erblicken zu müssen. Uebrigens habe ich auch dieselbe Erscheinung in den Endodermiszellen der weiterhin zu besprechenden Knollen von *Tradescantia crassifolia* beobachtet.

Behandelt man aber jene Schnitte mit Kalilauge, so sieht man diese Lamellen fast unmittelbar bei der ersten Einwirkung des Reagenz verschwinden. Dieser Befund macht es zweifellos, dass die in Rede stehenden tangentialen Lamellen plasmatischer Natur sind, wodurch sich Caspary's Beobachtung aufs einfachste erklärt.

Der Centralcylinder ist durchaus normal gebaut; hin und wieder wird das Pericambium streckenweise zweischichtig und wie schon Irmisch angegeben hat, wird er je nach der kräftigen Entwickelung triarch bis hexarch angetroffen. Das Centrum bildet eine Gruppe von zwanzig bis dreissig stärkeführenden markartigen Parenchymzellen, von annähernd derselben Grösse wie des Pericambiums.

Tradescantia crassifolia.

Diese Pflanze bildet ein ausserordentlich schwach entwickeltes *Rhizom* mit gestauchten Internodien, so dass die aus den Achseln der sehr kleinen, sich frühzeitig braunfärbenden Schuppenblättern sich bildenden Knospen dicht gedrängt bei einander sitzen und den morphologischen Aufbau undeutlich machen.

Jede Knospe entwickelt frühzeitig eine kräftige, positiv geotropische, in den Boden eindringende Seitenwurzel, welche, nachdem sie eine beträchtliche Länge erreicht hat, in ihrem mittleren Theile zu einer spindelförmigen Knolle anschwillt.

Die Knollenwurzel gliedert sich dadurch sehr deutlich in einen acht bis zwölf Centimeter langen Wurzelträger von 2 bis 4 Millimeter Dicke. Die bis fingerlangen Knollen von 2 bis 2½ Centimeter Dicke verjüngen sich scheitelwärts und gehen in ein langes, zahlreiche Nebenwurzeln tragendes Knollenende aus.

Morphologisch entspricht jede Knollenwurzel von *Tradescantia* mit ihrer Knospe genau einer Knolle von *Ficaria*, abgesehen davon, dass die meisten

Knollen der letzteren Pflanze in Laubblattachseln entwickelt werden, während bei *Tradescantia* die Knollen in Niederblattachseln eines gestauchten *Rhizoms* entstehen.

Jede Knospe beginnt mit einem adossirten, schuppenförmigen Niederblatte. Dasselbe bildet ursprünglich eine geschlossene Scheide, welche beim Anschwellen der Knospe an der Vorderseite aufreisst. Die folgenden Internodien nehmen an Länge zu und tragen nur Niederblattscheiden. Erst das dritte oder vierte Blatt geht zur Spreitenbildung über, während die folgenden Blätter sich normal nach dem Typus der *Monocotyledonen* entwickeln. An der Insertionsstelle der Niederblätter entwickelt jedes Internodium einen Kranz feiner, zarter Seitenwurzeln.

Die normale Seitenwurzel zeigt den für die Mehrzahl der *Monocotylen* typischen Bau.

Die Epidermis besteht aus relativ kleinen, auf dem Querschnitt fast pallissadenähnlich geordneten, schwach papillösen Zellen, welche zum weitaus grösseren Theile in lange, cylindrische Wurzelhaare auswachsen, so dass die Oberfläche der Wurzel mit einem sammetartigen Haarfilz vollständig bedeckt ist.

Mit der Epidermis steht die folgende inhaltslos erscheinende Zellschicht fast durchweg in lückenlosem Verbande. Hin und wieder konnte ich kleine Intercellularen zwischen Epidermis und der nächstfolgenden Schicht beobachten. Einen ausgesprochenen Charakter einer Exodermis konnte ich nicht erkennen.

Die Zellen der zweiten und dritten Schicht, beziehungsweise auch der vierten Schicht sind mehr oder minder polygonal; auch hier fand ich nur selten vierseitige Intercellularen.

Auf diese Weise erhält die gesammte Aussenrinde ein eigenartiges Gepräge. Da nun ausserdem die Zellen der drei resp. vier der Epidermis folgenden Zellschichten eine deutliche radiale Reihung erkennen lassen, so dürften sie aus der äussersten Periblemschicht durch Tangentialtheilungen hervorgegangen sein und demnach in ihrer Gesammtheit der sonst einfachen Exodermis entsprechen. Die nächstfolgende Zellschicht alternirt fast durchweg sehr regelmässig mit den Zellen der ihr nach aussen folgenden Radialreihen. Diese Zellschicht funktionirt nun als Phellogen, welches dadurch ausgezeichnet ist, dass die von ihr abgeschiedenen Korkzellen tangential stark abgeplattet sind, während die theilungsfähigen Phellogenzellen in auffälliger Weise radial gestreckt sind*).

Die Zahl der abgeschiedenen Korkzellen ist übrigens stets sehr gering. Unter dem Phellogen folgen acht bis zehn Schichten zierlich radial angeordneter dünnwandiger Rindenzellen, welche die bei solcher Regelmässigkeit

*) Das Material entstammte dem Berliner Botanischen Garten. Die Untersuchung wurde im Monat Juli vorgenommen.

gewöhnlich auftretenden vierseitig prismatischen Intercellularen zwischen sich lassen[23]).

Auf den Tangentialwänden dieser Rindenzellen finden sich zahlreiche, deutliche Tüpfel; auf den Radialwänden treten solche weniger auffällig hervor;

Die Endodermiszellen sind zum grösseren Theil dünnwandig und lassen auf den Radialwänden die Caspary'schen Punkte deutlich erkennen. Hin und wieder schalten sich einzelne Endodermiszellen mit stark verdickter Innenwand ein. (Nach Russow's Bezeichnung C. Scheidenzellen.) Die verdickte Wand ist reichlich getüpfelt. Eine Lagenbeziehung der verdickten Zellen zu den Xylem- und Phloemgruppen des Centralcylinders liess sich nicht feststellen.

Die Endodermiszellen liegen mit den sich aussen anschliessenden Rindenzellen auf gleichem Radius.

Von besonderem Interesse war die Beobachtung, dass bei *Tradescantia* dieselbe scheinbare Verdoppelung der Endodermis durch Einschaltung von Tangentialwänden beobachtet wurde, welche ich für *Ficaria ranunc.* bereits besprochen habe. In einem Falle erschien die Endodermis durchweg zweischichtig. Ich habe mich aber auch in diesen Fällen wiederholt überzeugt, dass die zwischen den Caspary'schen Punkten ausgespannten Tangentialwände durch Kalilauge in wenigen Sekunden völlig zum Verschwinden gebracht wurden. Mit concentrirter Schwefelsäure erwiesen sich nur die Radialwände resistent.

Das Pericambium des polyarchen Centralcylinders besteht aus zarten Elementen. Es ist zum grösseren Theil einschichtig; zweischichtig fand ich es hin und wieder über den acht bis fünfzehn vorhandenen Xylengruppen. Jede derselben enthält eine wechselnde Anzahl von Gefässen (ich zählte deren bis neun).

Bisweilen vereinigen sich zwei benachbarte Gruppen gegen das Centrum zu und zeigen dadurch die bekannte Vförmige Anordnung.

Das Phloem wird gebildet von zartwandigen, langgestreckten Elementen (zum Theil Siebröhren). Die mittlere Partie des Centralcylinders wird von parenchymatischen, dickwandigen, an Collenchym erinnernden Zellen gebildet. Intercellularen sind ebenfalls vorhanden.

Da das Knollenende vom Bau der Normalwurzel in keinem Punkte erheblich abweicht, kann sofort der Bau der Knolle selbst erörtert werden.

Die Epidermiszellen derselben wachsen, wie bei der normalen Wurzel, zum grossen Theile zu feinen Wurzelhaaren aus, so dass die ganze Knolle mit einem feinen Filz überzogen erscheint. Die äussersten Rindenschichten und das Periderm zeigen denselben Bau wie in der Normalwurzel, doch

[23]) Ich verweise bezüglich solcher Vorkommnisse auf die schönen Abbildungen, welche Klinge in seiner Arbeit: „Vergl. histiolog. Untersuch. der *Gramineen* u. *Cyperaceen*wurzeln. St. Petersburg 1879. Taf. II. Fig. 24 u. 25 für die Vertreter der genannten Familien gegeben hat.

werden gewöhnlich von jeder Phellogenzelle zahlreichere Korkzellen abgeschieden.

Die unterhalb des Periderms liegenden Rindenzellen sind ausserordentlich stark vergrössert und nach der Endodermis zu reich mit zusammengesetzten Stärkekörnern angefüllt. Ihre Wände sind dünnwandiger und zarter als in der Normalwurzel.

Die in jener ausserordentlich deutlichen Radialreihen verschwinden in der Knolle bis zur Unkenntlichkeit, wobei die Zellen unregelmässig polygonal werden; infolgedessen sind auch die Intercellularen nicht mehr so regelmässig gestaltet und vertheilt, sondern erscheinen gewöhnlich dreiseitig.

Neben Stärke kommen in der ganzen Rinde und auch im Mark Crystalle von oxalsaurem Kalk in Raphidenform vor und zwar reihen sich häufig wie bei allen darauf untersuchten *Commelinaceen* die Raphidenschläuche nach Art von Gefässgliedern auf weite Strecken aneinander[24]). Diese Raphidenschläuche sind aber bedeutend kleiner als die Stärkezellen.

Die Endodermis zeigt dieselben Charaktere wie in der Normalwurzel.

Das sich anschliessende Pericambium ist durchweg einschichtig und besteht aus dünnwandigen, inhaltsarmen Elementen.

Der Centralcylinder — in der Knolle ist sein Durchmesser etwa 4—6mal so gross wie in der Normalwurzel — ist polyarch, ich zählte 20—30 Xylemgruppen, welche im Gegensatz zur Normalwurzel in tangentialer Richtung, weit von einander entfernt sind, ausserdem aber auch dadurch auffallen, dass sie ausserordentlich stark reducirt sind. Sie bestehen nur aus einem engen Ring- und einem weiteren Spiralgefäss; bisweilen schiebt sich noch eine dünnwandige Zelle ein.

Jede Phloemgruppe besteht aus circa fünf dünnwandigen, englumigen Elementen, welche sich in radialer Richtung kaum über zwei Reihen erstrecken.

Während die Normalwurzel und das Knollenende nur eine kleine Gruppe markartiger Gewebezellen zeigen, beruht die starke Entwicklung des Centralcylinders der Knolle auf der mächtigen Ausbildung dieses Gewebetheils.

Er besteht aus fast isodiametrischen Parenchymzellen, welche nach der Peripherie zu reichlicher Stärke enthalten.

Die wenigen vorkommenden Raphidenschläuche sind ziemlich von derselben Grösse, wie die ausserhalb der Endodermis befindlichen.

Der Bau des Knollenträgers weicht darin von der Knolle ab, dass die der Exodermis entsprechenden, zwischen Epidermis und Periderm liegenden Elemente nur auf zwei Schichten vertheilt sind.

Das Rindengewebe innerhalb des Periderms besteht aus 16—20 Zellschichten, an welchen der Gegensatz zwischen Aussen- und Innenrinde ziemlich scharf hervortritt. Obwohl beiden etwa die gleiche Schichtenzahl

---

[24]) Vergl. De Bary: Vergleichende Anatomie. 1877. S. 146.

zufällt, ist doch die Aussenrinde mächtiger, weil ihre Zellen stark radial gestreckt sind; überdies scheint auch ihre Function verschieden zu sein.

Die radialgestreckten Zellen erscheinen fast inhaltslos; sie dürften ein Wassergewebe darstellen, obwohl sie Intercellularen von ziemlicher Weite zwischen sich lassen.

Im Gegensatz zu ihnen lassen die Zellen der Innenrinde die radiale Reihung meist noch deutlich erkennen, besonders in der Nähe der Endodermis. Sie runden sich fast kugelig ab und veranlassen dadurch die Entstehung der vierseitig primatischen Intercellularen. Ihre Wände sind etwas stärker als die der Aussenrinde. Der Bau der Endodermis und des Centralcylinders zeigen keine besonderen Eigenthümlichkeiten.

Die Knollenbildung von *Tradescantia* beruht in der Hauptsache auf dem geförderten Wachsthum des Rindengewebes und des markartigen Theiles des Centralcylinders, ohne dass eine dauernde Vermehrung des Gewebes durch Sekundarbildungen hervorgerufen wird.

Echeandia terniflora.

Die Arten der zu den *Asphodeleen* gehörigen Gattung *Echeandia* erzeugen ausser fadenförmigen Seitenwurzeln auch solche, welche langgestreckt keulenförmig anschwellen. Dieselben enden mit rundlichem, stumpfen Scheitel und verjüngen sich gegen die Basis in der Weise allmählich, dass die Unterscheidung eines Knollenträgers, ebenso wie eines Knollenendes zulässig ist. In ihrer Umrissform erinnern diese Knollenwurzeln an sehr langgestreckte *Ficaria*knollen. — Die dünnen Faserwurzeln zeigen einen durchaus normalen Bau. Ihre aus relativ kleinen unregelmässigen, langgestreckten, tangential abgeplatteten Zellen bestehende Epidermis erzeugt spärliche Wurzelhaare. Mit ihr steht in lückenlosem Verbande eine aus grossen Zellen gebildete Exodermis, deren Wände allseitig gegen concentrische Schwefelsäure widerstandsfähig sind. Epi- und Exodermis sind oberhalb der Region, in welcher die Wurzelhaare noch funktionstüchtig sind, abgesehen von winzigen Plasmaresten scheinbar inhaltslos d. h. sie sind mit Wasser erfüllt. Das sich anschliessende etwa vierschichtige Rindenparenchym besteht aus rundlichen nicht radial gerichteten Zellen, welche vierseitige Intercellularen zwischen sich frei lassen. Ein Theil dieser Zellen führt Kalkoxalatkrystalle (Raphiden).

Die Endodermis besteht je nach der Stärke des Centralcylinders aus etwa sechzehn bis zwanzig tangentialgestreckten dünnwandigen Zellen mit deutlich hervortretenden Caspary'schen Punkten. Den diarchen bis pentarchen Centralcylinders umscheidet ein einschichtiges Pericambium aus zartwandigen Zellen.

Die Gefässgruppen setzen sich aus je zwei bis drei engen Ringgefässen zusammen, an welche sich je ein weites Spiralgefäss und weiterhin ein noch weiteres Gefäss mit netzartig verdickten Wänden anschliesst. Die Leisten des Netzgefässes sind vorwiegend horizontal gestreckt. Ein markartiges

Grundgewebe bleibt nicht erhalten. Die Phloemgruppen bestehen nur aus fünf bis sechs Elementen, welche durch eine einfache Schicht Parenchym von den benachbarten Gefässgruppen geschieden sind.

Die Knollenwurzel zeigt im Prinzip auch hier analog wie bei *Ficaria* die gleiche Ausbildung. Epi- und Exodermis sind durchweg verkorkt. Die Hauptmasse der Knolle bildet das aus etwa 25 Zellschichten bestehende Rindenparenchym, aus rundlichen oder undeutlich polygonalen bis auf die innersten Lagen annähernd gleich grossen Zellen.

Ihren Inhalt bildet Schleim, welcher Fehling'sche Lösung reducirende Substanzen (Glycosen) enthält. Die Intercellularen sind enge, dreiseitig prismatische Räume. Raphidenschläuche finden sich wie in der Normalwurzel in der Knollenrinde zerstreut.

Endodermis und einschichtiges Pericambium sind wie in der Normalwurzel beschaffen. Abweichend verhält sich aber die Hauptmasse des Centralcylinders. Derselbe ist polyarch und führt gewöhnlich 8—10 Gefässgruppen, welche mit englumigen Ringgefässen dem Pericambium anliegen. Meist folgen diesen ein oder zwei grössere Spiralgefässe und endlich sehr weite Gefässe mit spiraliger oder netzförmiger Wandverdickung. Die Gefässgruppen begegnen sich aber nicht im Centrum, sondern sie lassen ein reichliches markartiges Gewebe übrig, dessen polygonale Zellen wie die Rindenzellen Fehling'sche Lösung reducirende Substanzen enthalten.

Die Phloemgruppen sind nur wenig kräftiger als in der Normalwurzel entwickelt. —

Zum Vergleich habe ich auch die Wurzel und Knollen von *Echeandia eleutherandra* untersucht. Wesentliche anatomische Unterschiede liessen sich nicht auffinden.

Im Grossen und Ganzen dürften die Knollen dieser Art ein wenig kräftiger als die der vorigen sein. Ihren Centralcilinder fand ich meist mit zwölf bis vierzehn Gefässgruppen ausgestattet. Der einzige bemerkenswerthe Unterschied konnte höchstens darin erblickt werden, dass sich bei *Echeandia eleutherandra* hinter den Phloemgruppen meist je eine, bisweilen auch mehrere (2—3) dickwandige Zellen entwickeln, welche an isolirte Hartbastfasern erinnern. Einzelne derartige Zellen finden sich auch den weitesten Gefässen nach innen angelagert oder von ihnen durch eine Parenchymschicht getrennt. Die Phloroglucin-Salzsäure-Reaction lässt diese Elemente, wie die Gefässe als verholzt erkennen. Auf Längsschnitten erweisen sich die bastartigen Zellen als Röhren von beträchtlicher Länge, welche mit schräg abgestutzten Enden aneinander stossen. Ihre Wände sind nicht durchweg regelmässig verdickt. Die Verdickungen springen von Strecke zu Strecke leisten- oder faltenartig in das Lumen vor.

Die bisher besprochenen Knollenbildungen stimmen nach meiner Darstellung darin überein, dass die Anschwellung in der Knollenregion fast ausschliesslich auf Rechnung des Rindenparenchyms entfällt.

Dabei ist zu beachten, das die Entwicklung von Pericambialkork

naturgemäss ausgeschlossen ist, dass aber merkwürdigerweise auch die Bildung eines Oberflächenperiderms nur wenig Ersatz leistet; bei *Ficaria* und *Echeandia* kommt es nicht einmal zur Bildung eines Phellogens. Die Verkorkung betrifft nur die Epidermis und eventuell die Exodermis. Bei *Tradescantia* ist ein Phellogen entwickelt, welches aber nur wenige Korkzellen abscheidet. Die Betheiligung des Centralcylinders an der Knollenbildung kommt nur in der geringen Vermehrung des markartigen Gewebes zum Ausdruck. Sekundäre Zuwachserscheinungen sind völlig ausgeschlossen, sofern man von der Korkbildung absieht.

Knollen, deren Bildung ausschliesslich auf der Vermehrung des parenchymatischen Gewebes des Centralcylinders beruht.

I. Die Knolle besteht vorwiegend aus sekundärem Phloemparenchym.

Oenanthe gymnorrhiza.

Die Stöcke verschiedener *Oenanthe*-Arten sind bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass viele der büschelförmig aus der Grundachse hervorbrechenden Seitenwurzeln in ihrem Längsverlaufe streckenweise zu rundlichen oder kurz spindelförmigen Knollen von Erbsen- bis Haselnussgrösse anschwellen.

Von den mir zugänglichen Arten untersuchte ich *Oenanthe gymnorrhiza* und *Oenanthe globulosa*.

Die zarten Nebenwurzeln und ihre Verzweigungen der ersteren zeigen den für die Mehrzahl der Umbelliferenwurzeln charakteristischen, bekannten Bau.

Den verhältnissmässig winzigen Centralcylinder umgiebt eine fleischige, vielschichtige parenchymatische Rinde. Die dieselbe abschliessende Epidermis ist zartwandig; die grössere Mehrzahl ihrer Zellen sind zu Wurzelhaaren entwickelt, welche die Wurzel, ähnlich wie bei *Tradescantia*, mit einem dichten Pflaum überdecken.

Die Rindenzellen sind anfänglich plasmareich, erscheinen aber an älteren Wurzeln völlig inhaltsleer. Eine oberflächliche Peridermschicht konnte ich an den zarten Nebenwurzeln nicht beobachten, wohl aber zeigte sich bei vielen derselben eine Zerklüftung des mittleren und inneren Rindengewebes durch radiale Intercellularspalten; dieselben lassen den Querschnitt in der bei anderen Pflanzengruppen, besonders Gräsern und *Cyperaceen* eigenthümlichen Radform erscheinen[25]). Die Speichen des Rades werden von den einschichtigen Parenchymlamellen gebildet. Es deutet diese Erscheinung darauf hin, dass die natürlichen Standorte der Pflanze feucht sind.

[25]) Vergl. Klinge l. c. Taf. II. Fig. 22.

Die Endodermis ist dünnwandig, zeigt die Caspary'schen Punkte und ist resistent gegen concentr. Schwefelsäure.

Das Pericambium ist mehrschichtig ohne sich scharf gegen die Phloemgruppen des Centralcylinders abzuheben. Das Xylem ist in der Mehrzahl der Wurzel nach dem triarchen Typus gebaut, doch kommt auch tetrarcher Bau vor.

Die Xylemplatten bestehen gewöhnlich aus einer einfachen, radialgerichteten Gefässreihe. Die drei resp. vier Xylemplatten stossen ohne markartiges Gewebe übrig zu lassen, im Centrum zusammen.

Viel mächtiger sind im Gegensatz zum Xylem die Phloemgruppen entwickelt, sie bestehen aus zahlreichen Elementen mit stark lichtbrechenden, auf Querschnitten weiss leuchtenden Wänden.

Zwischen den Xylemplatten und dem Phloem bleibt ein schmaler Streifen sehr dünnwandigen Grundparenchyms erhalten.

Besonders bemerkenswerth sind die in der Verlängerung der primären Xylemplatten liegenden Sekretcanäle. Ich fand dieselben von vier secernirenden Zellen umgeben, welche aus der Kreuztheilung der über der Xylemplatte liegenden Pericambiumzelle hervorgehen. Das Lumen des Sekretcanals ist deutlich vierseitig[26]).

Treten in den Nebenwurzeln sekundäre Wachsthumserscheinungen auf, so bleiben dieselben darauf beschränkt, dass die dünnwandigen Zellen zwischen den primären Gefässplatten und den primären Phloemgruppen durch fortgesetzte Tangentialtheilungen radialgerichtete Zellreihen erzeugen, durch welche vornehmlich sekundäres Phloemgewebe gebildet wird.

Das sekundäre Holz ist nur durch wenige, weite Gefässe vertreten, welche tangential nebeneinanderliegend den Raum zwischen den primären Xylemplatten erfüllen.

Durch dieses Wachsthum wird die peripherische Partie des Centralcylinders, gegenüber dem centralen Holzkörper mächtig entwickelt; auch treten in ihr zahlreiche Stärkekörner auf, während die Zellen der Wurzelrinde allmählig völlig absterben.

Festigende Elemente konnte ich in den Normalwurzeln nirgends beobachten. Bezüglich der Gefässe mag noch bemerkt werden, dass dieselben auf Längsschnitten lochförmig perforirte, fast genau horizontal gerichtete Querwände ihrer Glieder erkennen lassen. Die Wände der Erstlingsgefässe zeigen ringförmige oder spiralige Verdickung. Die weiteren Gefässe zeigen netzförmig oder leiterförmig angeordnete, quergerichtete Hoftüpfel.

Das untere Knollenende zeigt zunächst wesentlich denselben Bau, wie

[26]) Ueber das Vorkommen dieser Sekretcanäle vergl. van Tieghem: memoire sur les canaux sécréteurs des plantes, Ann. scienc. natur. 5 ser. tom. 16. 1872 p. 141—163. Ferner:

Ueber die Orientirung der secernirenden Zellen in den Umbelliferenbündeln vergl. Carl Müller: Ueber phloemständige Sekretcanäle der Umbelliferen, Bericht Deutsch. Botan. Ges. Bd. 6. 1888. Seite 27.

die ebenbeschriebenen Nebenwurzeln; späterhin zeigen sich aber auffällige sekundäre Veränderungen. In erster Linie ist die Bildung des Pericambialkorkes zu erwähnen, nach dessen Entwickelung naturgemäss die gesammte Rinde abstirbt und nach Art von Ringelborke abgesprengt wird. An der Knolle geschieht dies, wie jetzt schon bemerkt sein mag, unter Bildung von Längsrissen. Das Absterben der Rinde geschieht aber zweifellos sehr langsam. Es finden jedenfalls ausserhalb des Pericambialkorkes liegende, wie es scheint, der Endodermis angehörige Zellen, Gelegenheit, ihre Wände stark zu verdicken und die Beschaffenheit von Sklerenchymzellen anzunehmen, bevor die Verkorkung der Peridermzellen die Stoffzufuhr abschneidet.

Viel beträchtlicher sind die sekundären Wachsthumsveränderungen des vom Pericambium umschlossenen Gewebes des Centralcylinders.

In den Winkeln des primären Xylemsternes entwickelt sich Sekundärholz, welches aus mässig weiten, ordnungslos zerstreuten Gefässen, sehr wenig dieselben begleitenden Xylemparenchym, aber reichlichem Libriform bestehen. Die Zellen des letzteren lassen sehr deutlich eine Mittellamelle erkennen.

In der Verlängerung der primären Xylemplatten entwickeln sich nur wenige, meist zwei Schichten Sekundärparenchym, welches die breitkeilförmigen sekundären Xylemkörper von einander trennt. Immerhin muss der gesammte centrale Holzkörper als sehr winzig bezeichnet werden.

Die über die Xylemmassen hinweggehende Cambiumzone erscheint ziemlich breit, wozu vielleicht die unregelmässige, innere Grenzlinie beiträgt. Die Xylemelemente springen einzeln verschieden weit in die Cambiumregion vor.

Die Hauptmasse des Centralcylinders bildet das zwischen dem Pericambialkork und dem Cambium gelegene Gewebe. Dasselbe zeigt nur in der Nähe des Cambiums, durch das Auftreten unregelmässig orientirter Längswände, in einzelnen Zellen oder Zellgruppen den Charakter des Phloems. Durch diese Längswände wird naturgemäss frühzeitig die radiale Reihung der sekundären Elemente verwischt.

Ueber diese Region hinaus kann man keinerlei als Siebröhrengruppen anzusprechende Gewebecomplexe erkennen. Die grosse Mehrzahl der Zellen ist umfangreich, polygonal, mit grossen Stärkekörnern dicht erfüllt. Es kann kaum ein Zweifel obwalten, dass dieses den Haupttheil des Centralcylinders ausmachende Gewebe, dem sekundären Phloemparenchym gleichwerthig ist. Die Zellwände dieses stärkereichen Parenchyms sind zum Theil stark verdickt, doch sind die Verdickungen nicht überall gleichmässig vorhanden.

Wenig oder gar nicht verdickt sind die Zellwände der peripherisch gelegenen Zellen, häufig aber auch solche Wände, welche bei nachträglicher Theilung einer Mutterzelle entstanden sind. Verhältnissmässig weite Intercellularräume finden sich nur in der mittleren Region des Stärkeparenchyms.

Ganz besonders beachtenswerth sind nun ferner die zahlreichen auf dem Querschnitte sichtbaren Sekretkanäle. Natürlich sieht man, der primären Anordnung entsprechend, auf dem Radius jeder Xylemplatte, dicht unter dem Pericambialkork, von diesem nur durch eine oder zwei Stärkezellen getrennt,

die schon früher erwähnten Canäle. Bisweilen zeigen dieselben die vier schon früher erwähnten secernirenden Zellen in unveränderter Orientirung. In anderen Fällen ist die Zahl der secernirenden Zellen beträchtlich vermehrt. In gleicher Entfernung von Pericambium sieht man aber noch weitere Sekretcanäle gleicher Art, meist vier bis fünf vor jeder der sekundären Xylemgruppen. Ausser diesen peripherischen Sekretcanälen erblickt man zahlreiche, regellos zerstreut, namentlich in der Uebergangsregion zwischen dem Bündelcambium und dem Stärkeparenchym; bisweilen liegen solche unmittelbar „als Zwillingscanäle" nebeneinander. Auf die Ausbildung derartiger, dem sekundären Phloem angehörenden, Sekretcanäle der Umbelliferenwurzeln hat meines Wissens zuerst N. J. C. Müller[27]) hingewiesen.

Gérard, der sich besonders mit der Untersuchung des normalen Baues der knolligen Wurzel von *Oenanthe crocata* beschäftigt hatte, sagt darüber im Bull. soc. bot. France (30) 1883 p. 301 folgendes:

„De nombreux canaux sécréteurs apparaissent dans ces racines, ils sont tous logés quoi qu'on en ait dit, dans le liber secondaire, où ils sont disposés en couches concentriques au cambium. Ils présentent de nombreuses anastomoses."

Nähert man sich allmählich der Knolle, so treten keinerlei wesentliche Veränderungen mehr auf. Das Sekundärholz tritt gegenüber dem Stärkeparenchym relativ noch mehr zurück. Die Zahl der Sekretcanäle vermehrt sich entprechend der Dickenzunahme und nehmen dieselben beträchtlich an Weite zu.

Wohl aber bemerkt man auf genau quer geführten Schnitten, schief durchschnittene Sekretcanäle, oder selbst in horizentaler Richtung verlaufende, langgestreckte, dünnwandige Zellenzüge; dieselben gehören ebenfalls Sekretcanälen an und deuten auf die durch die weitere Untersuchung bestätigten Anastomosen der Sekretcanäle hin.

Der bisher beschriebene Bau bleibt auch im mittleren Theile der Knollen erhalten. An Masse hat in denselben ausschliesslich das stärkereiche Phloemparenchym zugenommen, in welchem der Centralkörper fast punktförmig erscheint. Die oben erwähnten Anastomosen der Sekretcanäle treten aber so zahlreich auf, dass dieselben gradezu auffällig werden. Beim Abstossen des Rindengewebes bleiben die sklerenchymatisch verdickten Zellen gewöhnlich dem Pericambialkork aussen angeheftet.

Oberhalb der Knolle treten im Xylemtheil der Sekundarbündel ausserordentlich zahlreiche, sehr starkwandige Libriformzellen auf. Sie bilden die grössere Masse des peripherischen Gewebes des Holzkörpers, welcher durch die stärkere Wandverdickung des markstrahlartigen Parenchyms über den Primärgruppen cylinderisch geschlossen erscheint. Die centrale Partie des Holzkörpers bildet dünnwandiges Gewebe, in welchem weite Sekundärgefässe und fast ebensoweite Gefässe an der inneren Spitze der Primärplatten ein-

27) Vgl. Pringsheim, Jahrb. Bd. V. S. 412 ff.

gestreut sind. Die Hauptmasse des Querschnitts bildet auch hier immer noch das sekundäre Phloem, resp. das Parenchym desselben.

Gegenüber der Knolle ist besonders beachtenswerth, dass nur die peripherischen Sekretcanäle in unmittelbarer Nähe des Pericambialkorkes kräftige Entwicklung zeigen. Im mittleren und inneren Theile der Rinde trifft man nur wenige enge Canäle, die meist von fünf, häufiger aber auch von vier secernirenden Zellen umgeben sind. In der Nähe des Cambiums kann man diese Canäle leicht übersehen.

Anastomosen der Sekretcanäle sind ebenfalls oberhalb der Knolle spärlich nachzuweisen.

Entfernt man sich im Knollenträger weiter von der Knolle, so treten Aenderungen höchstens nur in der Form ein, dass die weitlumigen Gefässe gegenüber dem Libriform ganz zurücktreten. Besonders bemerkenswerth ist aber, dass auch weit hinauf das gesammte Sekundärparenchym zwischen Pericambialkork und dem Bündelcambium mit Stärke vollgepfropft bleibt, wie in der Knolle selbst.

Oenanthe globulosa.

Die Nebenwurzeln dieser *Oenanthe*art zeigen wesentlich denselben Bau wie die der *Oenanthe gymnorrhiza.*

Auch sie zeigen eine massig entwickelte, fleischige Rinde, deren mittlere Gewebeschichten, entsprechend der radialen Anordnung der Elemente sich in einschichtige, längsgerichtete Lamellen spalten, so dass der Querschnitt an das Bild eines vielspeichigen Rades erinnert. Die Bildung eines Oberflächenperiderms konnte ich auch hier an den Nebenwurzeln nicht beobachten.

Der, durch eine dünnwandige, mit Caspary'schen Punkten ausgestattete Endodermis, abgeschlossene Centralcylinder zeigt triarchen oder tetrarchen Bau.

Die Xylemplatten bestehen aus wenigen engen Erstlingsgefässen, an welche sich in der bekannten Weise weitere Gefässe anschliessen, ohne sich stets im Centrum mit denen der Nachbargruppen zu vereinigen. Es bleibt gewöhnlich ein markartiges, dünnwandiges axiles Gewebe erhalten.

Die Xylemplatten wechseln mit mächtig entwickelten Phloemgruppen ab, deren Elemente sich durch relativ stark lichtbrechende Wände (wie bei *Oenanthe gymnorrhiza*) auszeichnen.

Am interessantesten ist das Pericambium wegen der in ihm zur Entwicklung kommenden Sekretcanäle. Dieselben sind gewöhnlich zu je dreien vereinigt und zwar so, dass jeder mittlere Canal in den Radius einer primären Xylemplatte fällt*). An diesen mittleren Canal schliesst sich rechts und links je ein kleinerer an. Gewöhnlich zeigt sich dabei das merkwürdige Verhalten, dass der mittlere Sekretcanal vierseitig ist und von vier secernirenden Zellen umgeben ist, von welchen zwei der Endodermis anliegen, während die beiden anderen der Xylemgruppe zugewendet sind. Die beiden

*) Ueber den Mitten der Phloemgruppen bleibt das Pericambium einschichtig.

seitlichen Canäle jeder Gruppe sind dreiseitig und werden angelegt als schizogene Räume zwischen einer der Endodermis anliegenden Zelle und zwei nach innen von dieser tangential nebeneinander liegenden Zellen.

Ausnahmsweise kann auch einer der Seitencanäle vierseitig und der Mittelcanal dreiseitig sein[27]).

Bei kräftiger entwickelten Seitenwurzeln fand ich die Zahl der Sekretcanäle bisweilen so vermehrt, dass jede Gruppe aus fünf Canälen bestand. So schloss sich z. B. einem, auf dem Radius einer Xylemplatte liegenden, grossen vierseitigen Canal nach rechts und links je ein dreiseitiger und an jene seitlich noch je ein ebensolcher, engerer Canal an.

Unter der Gruppe der Sekretcanäle können überdies Theilungen eintreten, durch welche die primären Xylemplatten von der Endodermis mehr und mehr abgerückt werden. In dem aus diesen Theilungen gebildeten Sekundärparenchym konnte ich in mehreren Fällen über der primären Xylemgruppe noch weitere Sekretcanäle beobachten, sodass auf demselben Radius, dem peripherischen Sekretcanale nach innen zu, sich ein zweiter Sekretcanal anschloss. Ich fand diese nachträglich gebildeten Canäle, bald von 3, bald von 4, in einigen Fällen von 5 secernirenden Zellen umgeben.

Es bildet sich demnach eine Art Cambium hinter den Sekretcanalgruppen, welches aber nicht in Beziehung steht zu dem Cambium, welches sich innerhalb der Phloemgruppen bogig hinzieht. Letzteres scheint übrigens an den Seitenwurzeln nur eine geringe Thätigkeit zu entfalten. Ich fand das Cambium nur angedeutet, ohne dass sekundäre Gefässe zur Entwicklung gekommen wären.

Im Gegensatz hierzu zeigten aber viel stärker entwickelte Seitenwurzeln im Umkreise der primären Gefässgruppen ihres tetrarchen Centralcylinders Theilungen in der Weise, dass jede primäre Gruppe von einem ringförmigen Meristem umschlossen wird.

Einen wesentlich abweichenden Bau zeigt das Knollenende. Ich fand in demselben zwar auch einen tetrarchen Centralcylinder, in welchem die primären Xylemgruppen einen dünnwandigen Markkörper umschliessen. Zweifellos hat aber ein ausgiebiges sekundäres Dickenwachsthum um jede der primären Xylemplatten durch Vermittelung des oben erwähnten ringförmigen Cambiums stattgefunden.

Es wird demnach hier jede der primären Xylemplatten der Bildungspunkt für ein concentrisches, periphloematisches Leitbündel, das aber nach aussen hin nur verschwindend wenig specifische Phloemelemente erzeugt[28]).

Das gegen die Xylemgruppe abgeschiedene, von ihr nur durch eine Lage dünnwandiger Parenchymzellen getrennte Sekundärholz, besteht aber

---

27) Vergl. van Tieghem: Annal. scienc. natur. 5 serie tom. 16 p. 145.

28) Ueber die Unterscheidung der periphloematischen und perixylematischen Bündeltypen vergl. W. Oels, Anatomie der Droseraceen. Dissert. Breslau 1879 und ferner Laux, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 29. Jahrg. 1887. S. 74.

ausschliesslich aus dickwandigen Libriformzellen, welche einen fast völlig geschlossenen Holzring bilden. Ich fand die Libriformzellen gewöhnlich in der Verlängerung der Xylemplatte oberhalb des Erstlingsgefässes derselben von dünnwandigem Gewebe unterbrochen. Doch kommt auch an dieser Stelle ein vollständiges Schliessen des Libriformringes vor.

Hin und wieder vereinigen sich je zwei benachbarte periphloematische*) Bündel seitlich, indem sich ihre Libriformmassen unmittelbar berühren. Es entstehen daher bisquitähnliche Querschnittsformen der Bündelpaare, um welche sich mehr oder weniger deutlich ein geschlossenes Cambium herumzieht.

Ist die Libriformbildung sehr beträchtlich, so vereinigt dasselbe alle vier Bündel. Es erfüllt selbst den sonst von markähnlichem Parenchym eingenommenen centralen Gewebetheil, so dass die vier vereinigten Bündel wie ein Kreuz erscheinen.

Im Vergleich zu den Seitenwurzeln tritt aber im Knollenende eine viel auffälligere und, wie ich glaube, bisher noch nicht beobachtete Erscheinung auf. Es bildet sich nämlich unterhalb der Endodermis ein mehrschichtig entwickelter Pericambialkork, dessen Phellogen auch zugleich nach innen ein oder zwei, seltner (und dann wohl nur streckenweise) mehr Schichten Phelloderm abscheidet.

Ist schon diese Phellodermbildung, bei Wurzeln eine seltene und bisher noch nicht beschriebene Erscheinung, so kommt hier noch der ganz aussergewöhnliche Fall hinzu, dass die dem Phellogen unmittelbar anliegenden Zellen, oder auch noch einzelne Zellen der nächstfolgenden Schicht, aussergewöhnlich verdickt sind. Sind mehr als zwei Phellodermschichten vom Phellogen abgeschieden worden, so sind die innersten Schichten unterhalb der verdickten Phellodermzellen dünnwandig, verrathen aber ihre Zugehörigkeit zum Periderm durch ihre deutliche radiale Reihung. Es scheint übrigens, dass die besprochene Sklerose der dem Phellogen zunächst liegenden Phellodermzellen erst nach Abschluss der zur Peridermbildung führenden Theilungsvorgänge eintritt.

Was die Verdickungsform der sklerotischen Phellodermzellen betrifft, ist zu beachten, dass die beiden Radialwände und namentlich die nach innen gewandte Tangentialwand so stark verdickt sind, dass das Lumen auf einen, an der unverdickt bleibenden, ganz zarten tangentialen Aussenwand anliegenden, auf dem Querschnitt muldenförmig erscheinenden, Hohlraum beschränkt ist.

In einzelnen Fällen setzt sich das Lumen nach innen als schmaler Spalt

*) In der vorliegenden Arbeit weiche ich insofern von der von Oels eingeführten Benennung der Bündel ab, als die Bezeichnung periphloematisch bisher nur für die aus der primären Gewebesonderung sich ergebende Anordnung des primären Phloems und des primären Xylems angewendet worden ist. In den von mir zur Besprechung gelangenden periphloematischen Bündeln handelt es sich um secundäre Bildungen. Ich hebe dies hervor, um Missverständnissen vorzubeugen, werde aber im Folgenden den vielleicht nicht ganz korrekten Ausdruck periphloematisch beibehalten.

fort. Zwischen benachbarten Sklerenchymzellen, sowie zwischen ihnen und den dünnwandigen Zellen benachbarter Gewebemassen des Centralcylinders ist ein Stoffverkehr durch äusserst feine, zum Theil verzweigte Porencanäle ermöglicht. Dieser Stoffverkehr musste erhalten bleiben, weil ja die Ernährung des ausserhalb der sklerenchymatischen Phellodermzellen liegenden Phellogens nur so erklärlich ist.

Das sklerenchymatische Phelloderm bildet einen vollständig geschlossenen Schutzcylinder um die Wurzel; sogenannte Durchlasszellen konnte ich in demselben niemals beobachten. Dieselben sind offenbar durch die erwähnten Porencanäle hinreichend ersetzt.

Die Behandlung der Schnitte mit Salzsäure und Phloroglucin ergiebt eine intensive Rothfärbung des sklerenchymatischen Phelloderms, dasselbe ist also stark verholzt.

Hierzu kommt nun eine weitere Eigenthümlichkeit. Jede der sklerenchymatischen Phellodermzellen führt nämlich einen oder zwei wohl ausgebildete Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk, welche die bekannte Briefcouvertform zeigen. Es sind kurze, fast plattenförmige, quadratische Säulen, auf deren Endflächen sich je ein sehr stumpfes Octaeder aufsetzt. Unter dem Polarisationsmiskroskop mit Gypsblättchen Roth I. beobachtet, erwiesen sie sich dementsprechend als optisch einaxig.

Betrachtet man ein grösseres Flächenstück des sklerenchymatischen Phelloderms*), so sieht man die Einzelkrystalle gewöhnlich in ihrer quadratischen Umrissform und häufig sind sie so von den Zellwandverdickungen umschlossen, dass in denselben der Krystallabdruck zurückbleibt, wenn man die Krystalle durch Salzsäure auflöst.

Das Vorkommen so vorzüglich entwickelter Einzelkrystalle in Sklerenchymzellen ist meines Wissens bisher nur für Pallisadenschichten in Samenschalen bekannt geworden[29]). Schon früher habe ich erwähnt, dass eine so eigenartige Peridermbildung, wie die oben beschriebene, noch nicht bekannt geworden ist. Es war daher von Interesse nachzuforschen, ob nicht wenigstens ähnliche Verhältnisse anderwärts im Periderm beobachtet worden sind. In der That fand ich hier zu erwähnende Angaben in der H. Douliot'schen Arbeit: „Recherches sur le périderme“[30]) vor. Douliot giebt l. c. p. 330 für *Antiaris toxicaria* an, dass die äussersten Schichten des vom Phellogen nach aussen abgeschiedenen Korkes, Wandverdickungen erhalten, welche die Radialwände und die äusseren Tangentialwände der Korkzellen betreffen, während deren innere Tangentialwände dünnwandig bleiben. Die Verdickungsform stimmt also vollkommen mit der im Phelloderm von *Oenanthe globulosa* überein, ist aber umgekehrt orientirt.

---

29) Vergl. Meunier, Les téguments séminaux des Papavéracées. (Extrait de la Revue „La Cellule“ tom. VII, 2e fasc. Louvain 1891.)

30) Annal. scienc. natur. 7 ser. T. X. 1889. p. 325—395.

*) Man präparirt ein solches mit Leichtigkeit, indem man von einem Wurzelrindenstück mit Hilfe eines Skalpells die Korkschicht abschabt.

Für das Periderm verschiedener Clusiaceen (*Haploclathra, Caraipa, Tovomita*) bespricht derselbe Forscher Fälle, in welchen gleichzeitig die äussersten Korkschichten und die innersten Phellodermschichten ihre Zellen auf Querschnitten hufeisenförmig, obwohl schwächer als bei *Antiaris* verdickt zeigen. Die Verdickungen im Kork sind auch hier umgekehrt orientirt, wie im Phelloderm, immer sind die zarten Tangentialwände dem Phellogen zugewandt.

Aehnlich liegt der Fall bei *Melaleuca* (l. c. p. 370). Endlich findet sich nach Douliot bei der *Apocynacee Tanghinia* (l. c. p. 379) ein Fall, in welchem die einzige von Phellogen abgeschiedene Phellodermzelle ähnlich wie bei *Oenanthe globulosa* verdickt ist. Das Vorkommen von Einzelkrystallen in diesen Zellen ist nicht erwähnt. Alle von Douliot besprochenen Fälle beziehen sich aber auf das Oberflächenperiderm beziehungsweise den Pericambialkork von oberirdischen Achsen.

Auf solche beziehen sich auch einige hierhergehörige Angaben in der bekannten Arbeit von J. Moeller[31]).

Nach den Schlussbemerkungen in jenem citirten Werke sind die Aussenwände der Korkzellen sklerotisch bei *Salix, Laurus, Petraea, Cornus, Amyris, Zanthoxyleen, Diosma, Pilocarpus, Pomaceen, Geoffroya, Virgilia* und *Tamarindus* (l. c. S. 414). Die Verdickung greift auf die radialen Seiten über und wird dadurch hufeisenförmig bei *Peumus* (l. c. S. 102), *Canella alba* (l. c. S. 253), *Baloghia* (l. c. S. 300). Die drei letztgenannten Fälle betreffen zweifellos Peridermzellen. Die Ausscheidung von Krystallen in Peridermen ist gleichfalls von Moeller beobachtet worden. Er fand solche ausschliesslich im dünnwandigen Phelloderm und zwar bei *Celtis, Rhamnus, Esenbeckia, Terminalia, Strychnos* und *Ceratonia* und betont ausdrücklich die Seltenheit dieses Vorkommnisses.

Endlich muss noch erwähnt werden, dass das Pericambium innerhalb der Phellodermzone nachträgliche, unregelmässige Theilungen erfährt. Ich finde nämlich die früher erwähnten Sekretcanäle oberhalb der primären Xylemplatten unmittelbar den sklerenchymatischen Phellodermzellen angelagert, zwischen den Canälen und den Erstlingsgefässen aber reichlich Gewebe entwickelt, welches theils parenchymatischen, theils schwach sklerenchymatischen Charakter angenommen hat.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die unter dem Phelloderm liegende Schicht aus dem Pericambium stammen muss, doch theilte sich dieselbe so unregelmässig, dass die Abgrenzung gegen das primäre Phloem bezüglich gegen das aus dem Bündelcambium hervorgegangene Gewebe durch kein Merkmal gegeben ist*).

Die wohlentwickelte Knolle (wenige Centimeter lang und kaum 6—7 Millimeter dick) zeigt eine vollkommen geschlossene, nicht durch Längsrisse zer-

[31]) Vergl. J. Moeller: Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.

*) ch komme auf diese Erscheinung bei der Besprechung von *Dahlia* an späterer Stelle zurück.

klüftete Rinde, welche aus demselben Pericambialkork und derselben sklerenchymatischen Phellodermschicht besteht, wie ich sie für das Knollenende beschrieben habe. Gewöhnlich schliesst sich nach innen noch dünnwandiges Pericambialgewebe an, welches aber von den centralen Gewebemassen durch einen Spaltraum getrennt ist. Der Spalt bildet sich durch Collabiren der dünnwandigen Parenchymmassen.

Querschnitte durch die centrale Gewebemasse zeigen nun, dass um die vier primären Gefässplatten der Wurzel sich in der oben geschilderten Weise ein ringförmiges Cambium gebildet hat. Während aber dasselbe im Knollenende gegen die Gefässplatte hin (centripetal) ausschliesslich Libriform erzeugte, bildet sich in der Knolle zum grösseren Theile Parenchym, in welchem rechts und links von der Xylemplatte einzelne Gefässe von geringem Durchmesser eingebettet sind. In der Richtung der primären Xylemplatte unterbleibt, wie es scheint immer, die Bildung von Sekundärgefässen.

Während sich nun anderseits im Knollenende nur eine geringe Entwickelung von sekundärem Phloem konstatiren liess, zeigt sich in der Knolle eine lebhafte Abscheidung sekundären, strahlig geordneten Parenchyms, in centrifugaler Richtung. Dieses Sekundärparenchym muss als Ersatz des aus der Cambiumthätigkeit in normalen Fällen hervorgehenden Phloemparenchyms angesehen werden.

Durch seine reichliche Entwicklung werden die ursprünglichen vier Xylembündel immer weiter von einander entfernt und die centrale Gewebemasse sondert sich mehr und mehr in vier periphloematische Bündel.

Die Sonderung wird noch vollkommener dadurch, dass das dünnwandige Gewebe zwischen den benachbarten Bündeln durch den gegenseitigen Druck derselben verletzt wird und in Folge dessen collabirt. In älteren Knollen zerreisst es unter Bräunung, so dass die Bündel gruppenweis getrennt oder völlig von einander isolirt werden; diese Trennung ist dann auch makroskopisch sichtbar.

Das von Cambium centrifugal abgeschiedene Phloemparenchym ist der Ort für eine reichliche Stärkespeicherung. Dieselbe erreicht ihr Maximum in den dem Cambium zunächst liegenden Zellen. Weiter nach aussen verliert sich sein Stärkereichthum fast unvermittelt. Die peripherischen Zellen sind fast stärkefrei, jedoch liegen hin und wieder einzelne Zellen oder Gruppen solcher vollgestopft von Stärke mitten im stärkefreien Gewebe.

Die Bildung von Siebröhrenbündelchen scheint sich erst sehr spät zu vollziehen. Erst wenn reichlich Stärkeparenchym gebildet, die Knollenbildung also weit vorgeschritten ist, lassen sich in nächster Nähe des Cambiums die Siebröhrengruppen erkennen.

Früher als diese entstehen aber im Sekundärparenchym schizogene, gewöhnlich von mehreren (ich zählte wiederholt acht) secernirenden Zellen umgebene Sekretcanäle, welche durch tangential schief und radial verlaufende Commissuren zu einem System vereinigt sind. Es scheint, dass jedem der concentrischen Sekundärbündel ein eigenes Sekretcanalsystem zugehört.

In dem verjüngten Theile der Knolle, in der Nähe der Ursprungsstelle der Knollenwurzel, (denn von einem Knollenträger lässt sich im vorliegenden Falle kaum sprechen,) tritt wiederum die Nothwendigkeit einer Festigung der concentrischen Bündel nach dem Principe der Zugfestigkeit hervor. Es bildet sich nun jede Primärgruppe mehr oder minder massiges, dickwandiges Libriform, welches aber die reichliche Entwicklung des Phloemparenchyms nicht beeinflusst.

Vergleicht man den Bau von *Oenanthe gymnorrhiza* mit dem von *Oenanthe globulosa* so macht sich, abgesehen von den Differenzen in der Bildung des Pericambialkorkes, ein tiefgreifender Unterschied bemerkbar. Bei der erst genannten Art beruht die Knollenbildung auf der normalen Entwickelung von Sekundärbündeln; bei *Oenanthe globulosa* dagegen werden solche Sekundärbündel gar nicht gebildet, sondern die primären Xylemplatten sind die Bildungscentren für periphloematische Bündel. Eine Uebereinstimmung findet aber darin statt, dass in beiden Fällen das Folgemeristem vorwiegend centrifugal thätig ist, die Knollenbildung also auf die Bildung stärkeführenden Phloemparenchyms hinausläuft. L. E. Weiss[32]) hat *Oenanthe fistulosa* L. untersucht. Er giebt die Zerklüftung der primären Rinde in radial gestellte Lamellen und die nachträgliche Theilung, sowie die Korkbildung „in der ersten, innerhalb der Schutzscheide gelegenen Zellreihe" an. Er beschreibt ferner die Bildung des reichlichen Phloems aus dem sekundären Reihencambium, welches „je nach der Zahl der primordialen Gefässreihen" Einbuchtungen erfährt, bis der Cambiumring zerreisst und die Enden der Cambiumhalbkreise sich um die Xylempartieen zu einem Ringe vereinigen. Ich zweifle darnach nicht, dass sich *Oenanthe fistul.* ähnlich wie *Oenanthe globulosa* verhält, glaube aber nicht, dass die Schilderung „des Zerreissens" eine richtige Vorstellung von den histologischen Verhältnissen erweckt.

Das für *Oenanthe globulosa* festgestellte Verhalten ist zweifellos auch für *Oenanthe crocata* nach der Darstellung von Gérard[33]) massgebend; auch hier bildet sich um das primäre Holz ein Meristemring, aus welchem sekundäres Xylem und Phloem hervorgehen. Bei anderen *Oenanthe*-Arten sollen zudem im Marke der Wurzeln Gefässbündel auftreten, denen primäres Xylem fehlt.

Mir stand leider nur das Material der beiden untersuchten Arten zur Verfügung.

Es erübrigt noch, auf eine kurze Bearbeitung der Knollenwurzeln der *Oenanthe*-Arten durch Courchet (Les Ombellifères, Montpellier 1882) hinzuweisen, welcher *Oenanthe fistulosa, Oe. crocata, Oe. globulosa* und

---

[32]) Flora 1880 Seite 116.

[33]) Vgl. R. Gérard: Structure de l'axe des Oenanthe et considérations sur les formations anomales. Compt. rend. de l'acad. Paris 1883. XCVII. pag. 1226—1228. Auch Bull. soc. botan. de France 1883. XXX. p. 299.

Oe. pimpinelloides untersucht hat. Er fasst seine Beobachtungen dahin zusammen, dass in den anormal gebauten Adventivwurzeln die primären Gefässplatten theils in Gemeinschaft mit Sekundärgefässen, theils ohne solche gegen die Peripherie gedrängt werden, von einander unabhängig bleiben und sich mit einem besonderen Parenchym umgeben. Bei *Oenanthe crocata* und *globulosa* hat er unabhängig entstehende Bündel beobachtet.

Thladiantha dubia.

Bekanntlich bilden gewisse Wurzeln von *Thladiantha dubia* in ihrem Längsverlaufe knollige Anschwellungen, welche sich gegen den Knollenträger und ebenso gegen das Knollenende gewöhnlich scharf abgrenzen, etwa in ähnlicher Weise, wie sich die Knollen von *Solanum tuberos.* gegen das sie tragende Ausläuferstück absetzen. Bisweilen entstehen im Verlaufe derselben Wurzel zwei, selbst drei Knollenanschwellungen, von welchen dann gewöhnlich die eine die normale Dicke erreicht, während die anderen im Wachsthum zurückbleiben und mehr Knollenansätzen an Dicke gleichkommen. In solchen Fällen ist es nicht selten, dass das Verbindungsstück zwischen zwei aufeinanderfolgenden Knollen ziemlich dick ist. Es zeigt den weiterhin zu besprechenden typischen Wurzelbau mit starker Entwicklung der Sekundärbündel. Im Allgemeinen sind die Knollen fast ellipsoidisch, lassen aber mehr oder weniger deutlich schwach hervorragende Kanten erkennen, so dass ihr Querschnitt einem Fünf- resp. Sechseck mit abgerundeten Ecken ähnlich sieht. Die zwischen den Kanten liegenden Felder sind nicht auf der ganzen Fläche gleichförmig von der hellgelben, die Wurzel und die Knolle überziehenden Hauptgewebeschicht überzogen. Es machen sich mehr oder minder deutlich warzige, quergestreckte Unebenheiten bemerkbar, welche auf jeder der Wurzelflächen nach Art von Leitersprossen mit 1—3 Millimeter Abstand sich aneinanderreihen. Mitten aus jeder dieser Querrunzeln bricht eine zarte, weisse Nebenwurzel hervor, wenn die Knollen auszutreiben beginnen. Es weist schon dieser morphologische Befund darauf hin, dass die Felderung der Knollenoberfläche und die Reihenanordnung der genannten Runzeln mit dem anatomischen Bau in Beziehung steht, worauf ich später noch zurückkommen werde.

Untersucht man junge, aus der Knolle hervorbrechende Nebenwurzeln, so erkennt man in ihnen eine völlig normale Wurzelstruktur. Unterhalb der dünnwandigen, die Wurzelhaare erzeugenden Epidermis liegt ein ebenfalls dünnwandiges, etwa siebenschichtiges, wasserreiches, parenchymatisches Rindengewebe, welches im jugendlichen Zustande reich an Protoplasma ist; besonders zeichnet sich die unmittelbar unter der Epidermis gelegene Schicht (die Exodermis) durch undurchsichtige Plasmamassen aus. Bei der entwickelten Nebenwurzel verschwinden die Plasmamassen aus der Rinde fast vollständig. Nach innen schliesst die Rinde mit einer inhaltsarm erscheinenden, durchweg dünnwandigen Endodermis, mit Caspary'schen Punkten auf den Radialwänden, ab. Den ihr folgenden Centralcylinder umgiebt ein mehr-

schichtiges Pericambium, dessen äusserste der Endodermis anliegende Schicht beträchtlich weitlumigere Elemente zeigt, als die folgenden Schichten. Die innersten Pericambialmassen sind nur schwer von den Phloemgruppen zu unterscheiden, am deutlichsten treten, von Fall zu Fall wechselnd, fünf bis sechs primäre Xylemgruppen hervor. Neben den Erstlingsgefässen ist das Pericambium drei- bis sechsschichtig. Die Xylemgruppen selbst bestehen im Maximum aus etwa 20 Gefässen; die grösseren derselben sind netzförmig verdickt. Die Primordialgefässe sind nach der allgemeinen Regel ringförmig und spiralig verdickt. Die nach innen folgenden Gefässe zeigen Tüpfel mit elliptischen Höfen, die bald einreihig, bald alternirend zweireihig mit wechselnden Zwischenräumen auftreten. Das Phloem enthält zahlreiche Siebröhren, die sich auf Längsschnitten theilweise durch ihr weites Lumen, besonders aber durch die quergerichteten, dicken Siebplatten auszeichnen. Die Geleitzellen sind äusserst schmal und zeigen keine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit.

Innerhalb der Xylem- und Phloemgruppen bleibt ein verhältnissmässig kräftig entwickelter Holzkörper erhalten. Später wird das Centrum des Centralcylinders eingenommen von einem völlig isolirten Gefäss mit getüpfelter Wand. Längsschnitte durch dasselbe lassen seine Zusammensetzung aus relativ sehr kurzen Gliedern erkennen, deren Querwände mit einfacher Oeffnung durchbrochen sind. Bemerkenswerth ist dabei, dass der Durchmesser dieses Centralgefässes in fadenförmigen Wurzeln, in dem Knollenende und im Knollenträger beträchtlich weiter ist, als in der erwachsenen Knolle. Das Centralgefäss ist häufig durch Thyllenbildung verstopft.

Behandelt man Querschnitte der Normalwurzel mit concentrirter Schwefelsäure, so zeigt sich ausser der Endodermis das gesammte Rindenparenchym stundenlang resistent, besonders die peripherischen Rindenschichten inclusive der Endodermis. Aehnlich wie die Nebenwurzeln verhält sich das Knollenende. Es zeigt gewöhnlich pentarchen und hexarchen Bau seines Centralcylinders und die primären Gefässplatten stets sehr auffällig keilförmig entwickelt. Die Primärgefässe bilden eine einzige centripetal fortschreitende Reihe, welche endlich in eine Doppelreihe von Gefässen übergeht, an welche sich hin und wieder einige seitliche Elemente mit stark verdickten Wandungen ansetzen. Diese seitlich und nach dem Cambium zu sich anfügenden Elemente erweisen sich auf Längsschnitten als prosenchymatische, sehr langgestreckte Fasern mit sehr kleinen zerstreuten Tüpfeln. Dieselben können als Libriformfasern angesehen werden; bisweilen beobachtet man Uebergänge zwischen diesen und engen Gefässen. Aus diesem Grunde wird man verleitet, die Zahl der Gefässe einer Xylemplatte auf dem Querschnitte für grösser zu halten, als sie in Wirklichkeit ist.

Ein anderes Merkmal geben die primären Phloemgruppen ab. Dieselben sind ähnlich, wie es von den Wurzeln von *Vicia faba* allgemein bekannt ist, nach aussen von Sklerenchymfasern begleitet. Solche Sklerenchymgruppen beobachtete ich auch an einer, ausnahmsweise durch sekundäres Dickenwachs-

thum ausgezeichneten, starken, ca. 2 mm dicken Nebenwurzel, einer alten Knolle. Diese Sklerenchymfasern sind verhältnissmässig weitlumig und haben verholzte Wände.

Sehr auffällig verändert sich das Knollenende sowie die kräftigen normalen Nebenwurzeln durch sekundäres Wachsthum.

In erster Linie bildet sich aus der äussersten Pericambialschicht ein Phellogen, welches nach Abscheidung einer verhältnissmässig geringen Zahl von Korkzellen die gesammte Rinde zum Absterben bringt.

Das zur Untersuchung kommende Material führte gewöhnlich noch die Endodermis als abschliessende Zellschicht ausserhalb des Pericambialkorkes. Mit der Bildung des letzteren findet gleichzeitig die Anlage eines Folgemeristems an der Innenseite der primären Phloemgruppen statt; es bildet sich hier eine breite Cambialzone, in welcher lebhafte Tangentialtheilungen stattfinden.

Ueber die primären Xylemgruppen hinweg ist das Cambium zunächst nicht zu verfolgen. Das Folgemeristem ist umso mächtiger entwickelt, je weiter man von der Spitze der primären Xylemplatten in seitlicher Richtung gegen die Mitte der Phloemgruppen fortschreitet.

Das Sekundärholz besteht zum grösseren Theile aus dünnwandigem Holzparenchym, in welchem ein bis zwei weite und weiterhin auch engere Gefässe eingestreut liegen.

Es ist aber schon an dieser Stelle zu bemerken, dass in unmittelbarer Nähe der primären Xylemplatten, in dem an sie sich anlehnenden Parenchym einzelne Theilungen parallel zum Umriss der Xylemplatte selbst auftreten. Endlich ist noch zu erwähnen, dass das Parenchym im Umkreise des centralen Gefässes auffällige starke Wandverdickung erhält und gleichzeitige Verholzung erfährt. Diese Verdickung und Verholzung schreitet allmählich bis gegen die primären Gefässgruppen vor. Gleichzeitig verdicken und verlängern sich die Elemente rechts und links, sowie an der Innenseite der primären Vasalgruppen. Auf diese Weise bildet sich allmählich ein centraler Gewebekörper aus sklerenchymatischen Fasern, welcher besonders deutlich bei der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure hervortritt.

Vom physiologischen Standpunkte ist es besonders interessant, dass das Knollenende keinerlei Reservestoffe speichert.

Aehnlich wie das Knollenende verhält sich auch der Knollenträger. Im Princip wird nichts geändert. Der wesentlichste Unterschied liegt darin, dass die Sekundärbündel zu mächtiger Entwicklung kommen, namentlich fällt ihr Holztheil schon makroskopisch auf. Er besteht aus zahlreichen, unregelmässig zerstreuten weiten Gefässen (etwa von der Weite der Frühjahrsgefässe im Eichenholz).

Die Gewebemasse zwischen den Gefässen besteht aus verdickten, verholzten Zellen.

Auf Längsschnitten durch die Sekundärbündel des Knollenträgers ergiebt sich, dass die verdickten Zellen als langgestreckte Sklerenchymfasern gedeutet

werden müssen, welche hin und wieder mit stumpfen Enden, d. h. parenchymatisch auf einanderstossen. Ihre Wände zeigen spaltenförmige, links schiefe Poren. Ich deute desshalb diese Gewebemasse als Libriform. Uebrigens verhalten sich auch kräftige Nebenwurzeln in Bezug auf das Dickenwachsthum in ihrem späteren Alter genau ebenso, wie die eben besprochenen Knollenträger.

Untersucht man nun jugendliche Knollen, so beobachtet man — und das ist die auffälligste Erscheinung — dass die Verholzung mehr und mehr zurücktritt, während dafür die dünnwandigen, parenchymatischen Elemente entsprechend in den Vordergrund treten. Zu gleicher Zeit bemerkt man auch im gesammten Parenchym, besonders aber im centralen Theil der Knollenanlage eine Speicherung von Reservestärke.

Die unterhalb des Pericambialkorkes gelegenen Zellen sind besonders plasmareich. Die Verholzung des Parenchyms in der Umgebung des centralen Gefässes und auch der primären Phloemgruppen verschwindet fast vollständig. Dagegen treten jetzt im Umkreise der primären Xylemplatten immer zahlreichere Theilungen in den Parenchymzellen auf, so dass endlich Folgemeristeme entstehen, deren jedes eine primäre Xylemplatte allseitig umscheidet. Auf dem Querschnitte sieht man daher um jede Xylemplatte einen mehr oder weniger deutlichen kreisförmigen oder elliptischen Cambiumring, welcher aber nur nach aussen hin Parenchym erzeugt.

In diesem, vom Folgemeristem erzeugten, strahlig um die primäre Xylemgruppe angeordneten Sekundärparenchym finden nun weiterhin Zelltheilungen in verschiedener Richtung statt, vornehmlich aber in ungefähr paralleler Richtung zu dem erzeugenden Cambium. Es wird dadurch die Masse des Parenchyms beträchtlich vermehrt. Am wichtigsten ist aber die Erscheinung, dass einzelne Parenchymzellen in der Nähe des Cambiums durch fortgesetzte, verschieden gerichtete Längstheilungen zu Phloembündelchen werden, welche aus einer oder wenigen Siebröhren nebst Geleitzellen bestehen.

Die Entfernung dieser Phloembündel von dem ringförmigen Cambium muss natürlich um so grösser werden, je länger die Parenchym bildende Thätigkeit des letzteren andauert. Schliesslich lässt sich die Zugehörigkeit der Phloembündel zu einer bestimmten Xylemgruppe nicht mehr mit Sicherheit nachweisen.

Die gleiche Erscheinung lässt auch das centrale Gefäss erkennen. Ich sah dasselbe wiederholt von einer einfachen Schicht verholzter und getüpfelter Parenchymzellen umgeben.

Die nächstfolgende Parenchymschicht fungirte als Folgemeristem. In dem von ihm gebildeten Sekundärparenchym entwickelten sich durch wiederholte Längstheilungen an gewissen Punkten des Umkreises des Cambiums ebenfalls Phloembündelchen, welche zum Theil nur aus einer Siebröhre nebst mehreren Geleitzellen bestanden.

Fasst man diese ganze Erscheinung von einem gemeinsamen Gesichtspunkte auf, so kann man sagen: Jede der primären Xylemgruppen, sowie

das isolirte, axile Gefäss bildet den Ausgangspunkt für die Entstehung eines concentrischen, periphloematischen Leitbündels, welches aber die Eigenthümlichkeit zeigt, dass sein ringförmig geschlossenes Cambium nach innen keinerlei Holzelemente abscheidet. Es arbeitet nur einseitig nach aussen, dabei hauptsächlich Parenchym und nur verhältnissmässig wenig Siebgruppen erzeugend.

Legt man dem Sekundärparenchym den Werth eines Phloemparenchyms bei, so bildet dieses also die Hauptmasse des centralen Knollengewebes. Uebrigens ist eine Unterscheidung des Sekundärparenchyms von dem markartigen Primärparenchym der Knollenwurzeln in entwickeltem Zustande nicht möglich.

Wenden wir uns nun der Thätigkeit des in normaler Weise entstandenen Verdickungsringes der Wurzel zu, wie wir ihn für das Knollenende eingehend beschrieben haben, so finden wir, dass derselbe in lebhafter Thätigkeit verharrt. Er scheidet nach innen zu vornehmlich Parenchym ab. Dasselbe füllt sich zum grösseren Theile mit Stärke und Fehling'sche Lösung reducirende Substanzen. Auf der Innenseite der primären Phloemgruppen erzeugt es reichlich zerstreute Gefässe. sodass eine ziemlich breit keilförmige sekundäre Xylemgruppe entsteht.

Die Gefässe desselben bleiben bald isolirt, bald lagern sie sich zu zwei und drei nebeneinander. Sie rücken dabei, je jünger sie sind umsomehr in tangentialer Richtung auseinander.

Da nun, wie früher geschildert, die sekundäre Xylemgruppe mit der Bildung von einem oder zwei, radial hintereinander liegenden Sekundärgefässen beginnt, so zeigt in der Knolle das Xylem des weiter entwickelten Sekundärbündels auf dem Querschnitte die Gefässe häufig V-förmig angeordnet.

Es zeigt sich nun auch hier wieder, dass das Parenchym im Umkreise der isolirten Sekundärgefässe, beziehungsweise im Umkreise der kleineren Gruppen solcher seine Wände verdickt und zu gleicher Zeit Verholzung erfährt.

Im weiteren Umkreise der Gefässe schliessen die Parenchymzellen lückenlos aneinander, führen auch nur wenig Stärke, dafür aber reichlichen Zellsaft; sie heben sich deshalb scharf von dem stärkereichen Parenchym der Knolle ab. Je weiter sich nun das Sekundärbündel entfaltet, umso grösser wird der Raum zwischen den beiden Schenkeln des V.

Das Parenchym dieses Raumes speichert reichlich Stärke und lässt auch deutliche Intercellularen zwischen sich erkennen. Schliesslich nimmt dasselbe in der Knolle so zu, dass jedes der Sekundärbündel der Länge nach in zwei Bündel zerspalten erscheint. Entwickelt sich in dem Mittelraume des Sekundärbündels beim weiteren Wachsthum desselben eine neue Reihe von Gefässen, so erscheint in der ausgewachsenen Knolle das Sekundärbündel in drei gesonderte Bündel aufgelöst.

Sehr kräftig entwickelte Knollen zeigen deshalb im Umkreise dicht unter dem Pericambialkork, schon makroskopisch sichtbar, je nachdem die Knolle aus einer pentarchen oder hexarchen Wurzel hervorging, zehn resp.

zwölf bezw. noch mehr radialgerichtete Sekundärbündel, welche gruppenweise ihre Zusammengehörigkeit dadurch erkennen lassen, dass je zwei oder drei einander sehr genähert liegen.

Aehnliche Cambiumringe wie sie die primären Xylemplatten und das centrale Gefäss zeigten, können auch um die isolirten Gefässe und Gefässgruppen auftreten.

In erster Linie bildet sich um das die Spitze des V. bildenden Gefässes wiederum ein ringförmig geschlossenes Cambium, welches nur nach aussen Parenchym und in diesem zerstreute Phloembündelchen erzeugt. Es können also auch die Gefässe und Gefässgruppen der Sekundärbündel wiederum zur Bildung concentrischer, periphloematischer Leitbündel führen. Die Entstehung derselben vollzieht sich zunächst um die ältesten Gefässe, unterbleibt aber in der unmittelbarsten Nähe des geschlossenen Verdickungsringes. Das Folgemeristem bildet sich rings um die Gefässe wieder in der Art, dass die dem Gefäss anliegenden Zellen unverändert bleiben.

Es erübrigt nunmehr noch für die Knolle diejenigen Verhältnisse zu erörtern, welche sich auf die Gewebe ausserhalb des ringförmig geschlossenen Cambiums beziehen.

Das Cambium selbst entspricht, wie schon für das Knollenende hervorgehoben wurde, dem normalen Typus im Dickenwachsthum der Dicotylenwurzeln. Wie im Knollenende zeigt das aus dem Cambium hervorgegangene Gewebe aber auch in der jüngeren Knolle die mächtigste Entwickelung auf dem Radius der primären Phloemgruppen, nimmt dann nach rechts und links allmählich an Mächtigkeit ab. Das Cambium bleibt aber immerhin so deutlich, dass es ringsherum, etwa ein Millimeter von der Knollenoberfläche verläuft und makroskopisch auf Querschnitten in Form eines hellen Ringes das peripherische Gewebe gegen die Hauptmasse der Knolle abschliesst. Es ist nun besonders auffällig, dass fast alle Elemente ausserhalb dieses Cambiums, bis zu der weiterhin zu besprechenden Peridermschicht, Stärke führen. Eine Ausnahme bilden nur die Gruppen von Sklerenchymfasern, welche wie in dem Knollenende ausserhalb der primären Phloemgruppen liegen.

In der Knolle sind die Sklerenchymfaserbündel bedeutend reducirt; sie bestehen hier nur aus wenigen unregelmässig gruppirten, mässig verdickten Elementen.

In einzelnen Fällen löst sich das Sklerenchymbündel in isolirte, durch Parenchymzellen von einander getrennte Fasern auf.

Die auffälligste Erscheinung ist jedoch darin zu erblicken, dass die primären Phloemgruppen nicht wesentlich verändert werden. Ich fand dieselben niemals derartig obliterirt, wie sie in vielen Fällen für andere Pflanzen beschrieben werden und wie sie zur Bezeichnung von Hornbast oder Keratenchym[34]) führen.

[34]) Vgl. Wigand Pringsheim, Jahrb. Bd. III. S. 130.

Am deutlichsten zeigen sich die sekundären Elemente wiederum auf dem Radius des primären Phloems; hier sieht man in der Nähe des Cambiums farblose, inhaltsarme dünnwandige Elemente in deutlich radialer Richtung. Es ist dies das sekundäre Phloem der früher besprochenen Sekundärbündel mit Vförmiger Anordnung ihrer Gefässe. In diesem sekundären Phloem treten dann hin und wieder die früher besprochenen, zur Bildung von Siebröhren und Geleitzellen führenden Längstheilungen ein. Seitlich von den Sekundärbündeln erzeugt das Cambium ebenfalls nur sehr wenig sekundäres Gewebe nach aussen hin.

Man findet ihm unmittelbar anliegend, von Strecke zu Strecke, jedoch in ziemlich weiten tangentialen Abständen, sekundäre Phloembündelchen, welche meist aus einer Siebröhre und ihren Geleitzellen bestehen.

Die auffällige Thatsache, dass das normale Cambium nach aussen hin nur unverhältnissmässig wenig Phloem erzeugt, dürfte sich wohl so erklären, dass die Funktion desselben von den zahlreichen, früher besprochenen Phloembündelchen, im Innern übernommen wird, dass aber eine Verbindung zwischen den Sekundärbündeln besteht, beweisen die zur Beobachtung kommenden Anastomosen; am auffälligsten sind dieselben unmittelbar innerhalb der Region des ringförmig geschlossenen Cambiums. Man sieht in dieser nicht selten in querer oder tangential-schiefer Richtung verlaufende Phloemstränge, an welche sich auch einzelne Gefässe anlegen. Das Vorkommen von Siebröhrengruppen, welche in querer und schiefer Richtung durch Parenchymmassen verlaufen, ist zuerst von Alfred Fischer[35]) beobachtet worden. Er nennt die aus Siebröhren und Geleitzellen bestehenden Verbindungsstränge „Siebröhren-Commissuren". Ihre reiche Entwicklung gehört zum Charakter der *Cucurbitaceen.*

Die grössere Masse des Gewebes ausserhalb des Cambiums bildet ein dünnwandiges, etwa 15- bis 20schichtiges Parenchym, dessen Zellen schwach tangential gestreckt sind. Es liegt hierin ein Gegensatz zu dem mehr isodiametrischen Parenchym innerhalb des Ringcambiums, so dass bei Anwendung schwacher Vergrösserung selbst an dickeren Schnitten ein Unterschied zwischen sekundärer Rinde und sekundärem Holzkörper sichtbar wird. Der Inhalt der Parenchymzellen dieser sekundären Rinde ist vornehmlich Stärke, neben welcher sich reichlich körniges Protoplasma findet. Den Abschluss nach aussen hin bewirkt ein vielschichtiges Periderm, dessen Phellogen, wie für das Knollenende beschrieben, aus dem Pericambium hervorgeht. Dasselbe erzeugt kein Phelloderm, sondern nur dünnwandigen Pericambialkork, dessen jüngere Schichten bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutliche Holzreaktion erkennen lassen[36]).

---

35) Vgl. Alfred Fischer, Ueber das Siebröhrensystem der *Cucurbitaceen.* Berlin 1884.

36) Ueber die Holzreaktion gewisser Korke vgl. von Höhnel, Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzb. Acad. Wiss. Wien 1877. Bd. 76. 1. S. 533.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die Knollenoberfläche sehr eigenartige, leiterartig einander folgende, quergestreckte Unebenheiten aufweist. Diese Unebenheiten liegen auf denjenigen Radien der Knolle, welche den primären Xylemplatten entsprechen. Da nun die Sekundärbündel nur sehr schmal sind, so schliesst sich rechts und links an dieselben eine breite Parenchymmasse an, welche von dem durch die primäre Xylemgruppe gehenden Radius mehr oder weniger genau halbirt wird.

Auf dem schwach fünf- oder sechseckigen Querschnitte der Knolle nehmen die Sekundärbündel die Ecken ein. Führt man Querschnitte und Längsschnitte durch die warzigen Erhabenheiten, so ist der Eindruck, welchen das Periderm hervorruft, wenig anders als an den Stellen, wo das Periderm makroskopisch betrachtet, die Knolle glatt überzieht und die hellgelbe Färbung derselben bedingt.

Hier wie dort findet man die äussersten Korklagen schuppig abgeblättert. Die Blätterung ist vielleicht um ein weniges deutlicher oberhalb der warzigen Erhebungen.

Viel auffälliger ist aber die Erscheinung, dass die unterhalb des Periderms gelegenen Parenchymschichten viel reichlicher von Luft erfüllten Intercellularen durchsetzt sind, als an denjenigen Stellen, welche sich äusserlich als Erhabenheiten markiren. Sehr auffällig wird diese Erscheinung bei relativ dicken Schnitten. Makroskopisch erscheint das Parenchym wegen der Lufthaltigkeit der Intercellularen schneeweiss. Diese Thatsache leitet schon zu der Ansicht hin, dass hier Lenticellen ähnliche Gebilde vorliegen. Diese Ansicht wurde durch die weitere Untersuchung bestätigt.

Es zeigt sich, dass das Periderm der warzigen Erhebungen von feinen Intercellularen stellenweise durchsetzt ist. Sehr auffällig wird aber die Erscheinung, wenn man in Winterruhe befindliche Knollen in feuchtem Erdboden zum Austreiben bringt. Die Erhabenheiten werden dann zu weisslichen Polstern, deren Masse durch ihr schneeweisses Aussehen an die Callusbildung von Stecklingen erinnert.

Uebrigens zeigt sich dieselbe Gewebewucherung häufig auch an normalen Lenticellen, wenn dieselben bei abgeschnittenen Zweigen längere Zeit mit Wasser in Berührung bleiben.

Macht man durch solche ausgetriebene Gewebepolster radiale Längsschnitte so sieht man, dass die Parenchymzellen unter der warzigen Erhebung, unter weitgehender Radialstreckung, das Periderm gesprengt haben, dessen Spaltränder zu beiden Seiten der Erhebung zurückgekrümmt werden, um der callösen Parenchymwucherung den Durchtritt zu gestatten. Zwischen den Parenchymzellen bleiben zahlreiche Intercellularen erhalten, so dass es zweifellos ist, dass die Warzenerhebungen dem Zwecke einer Durchlüftung der Knolle dienen. Von diesem Gesichtspunkte aus kann es nicht mehr zweifelhaft sein, dass die Warzenerhebungen als Lenticellen oder Rindenporen im Sinne Klebahns angesehen werden müssen. Sie stimmen übrigens noch in sofern mit bekannten Wurzellenticellen überein, als die aus der

Knolle hervorbrechenden Seitenwurzeln, fast genau in der Mitte je einer Warzenerhebung hervortreten.

Ueber die Beziehungen zwischen Lenticellen und unter diesen erscheinenden Wurzelanlagen hat neuerdings Klebahn[37]) berichtet und auf die Decandolle'sche Auffassung hingewiesen, welcher die Lenticellen direct für Wurzelanlagen erklärte[38]). Das nähere vergleiche man bei Klebahn am angegebenen Orte.

Es ist wahrscheinlich, dass die ausgiebige Luftzufuhr durch das Lenticellengewebe als Reiz wirkt, infolgedessen die Nebenwurzel angelegt wird. Sicher ist nur die umgekehrte Möglichkeit ausgeschlossen, dass die Lenticellen die Folge der Anlage der Seitenwurzeln sind, denn in der Mehrzahl der Fälle wird man an den ruhenden Knollen vergeblich nach Wurzelanlagen unterhalb der Lenticellen suchen.

In den vorstehenden Mittheilungen habe ich mich ausschliesslich darauf beschränkt, die Resultate meiner Untersuchung ohne Rücksicht auf die vorhandene Litteratur zu schildern. Es wäre jedoch auffällig, wenn nicht ähnliche Bildungen auch anderwärts vorkämen, resp. bereits bekannt geworden wären.

In der That kommen analoge Fälle vor. Ich verweise zunächst auf die schon früher erwähnte Arbeit von J. E. Weiss: „Ueber Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln, Flora 1880 No. 6 und ff. Der Verfasser beschreibt darin die Bildung concentrischer periphloematischer Bündel für *Brassica Napus. Var. esculenta, Brassica Rapa, Raphanus sativus, Sinapis alba, Sinapis arvens.* und *Bryonia alba.*

Er giebt an, dass um einzelne Gefässgruppen des sekundären Holzkörpers und auch um die primären Xylemplatten häufig verdicktes Holzparenchym entsteht; dann folgt ein geschlossenes Reihencambium, welches nach aussen Phloem mit einzelnen Siebröhrengruppen, nach innen Xylem, aber ohne Tracheen erzeugt. Es entspricht dies meiner Beobachtung an *Thlad. dubia.* Jedoch scheint mir die Angabe der Abscheidung des Xylems sehr zweifelhaft; bei *Thladiantha* findet weder eine Abscheidung von Xylemparenchym, noch von Gefässen statt.

Für *Bryonia* giebt Weiss (l. c. p. 110) an, dass man nur um die centralen Gefässgruppen manchmal grössere Gruppen von Libriform antrifft. Es entspricht dies meiner Deutung der Sklerenchymfasern um die Gefässe bei *Thladiantha.*

Specieller als Weiss hat sich Lotar[39]) mit dem Bau der *Cucurbitaceen* beschäftigt. Bei der Betrachtung der Wurzeln erwähnt er ebenfalls *Bryonia dioica.*

---

37) Flora 1891 neue Reihe 49. Jahrg. S. 125 ff.

38) Annal. scienc. natur. tom. 7. 1826 p. 5—26.

39) Lotar, Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des teguments séminaux des Cucurbitacées, Lille 1881.

Auffälligerweise giebt er an, dass bei dicken Wurzeln die Elemente des sekundären Holzes der Sitz von Korkbildung werden können, indem sich um die dickwandigen Holzelemente durch fortgesetzte Tangentialtheilungen eine Art Korkcambium bildet (l. c. p. 173—175).

In Wirklichkeit handelt es sich aber nicht um Kork, sondern wie aus der Darstellung von Weiss zu entnehmen ist, um die nachträgliche Bildung jener auch von mir beschriebenen periphloematischen Bündel. Die Siebröhrengruppen hat Lotar völlig übersehen.

Aus der Gattung *Thladiantha* hat Lotar *Thladiantha pedata* untersucht.

Die primären Gefässplatten der hier meist tetrarchen Wurzeln werden von einer Reihe von Fasern oder engen Holzgefässen flankirt (l. c. p. 161), was meiner Angabe über die Anlagerung von Libriform entspricht. Im Centrum der Wurzel von *Thladiantha pedata* sollen jedoch zwei grosse Gefässe nebeneinanderliegen, um welche sich „Primitivfasern" von dem Aussehen der Holzfasern gruppiren. Die Sekundärbildung um die Centralgefässe ist von Lotar nicht übersehen, er beschreibt die wiederholten Tangentialtheilungen im Parenchymgewebe rings um dieselben und giebt auch an, dass das dadurch erzeugte Sekundärgewebe eine beträchtliche Dicke erreicht. Dieselbe Erscheinung beschreibt er für die primären Xylemplatten.

Aber auch hier hat Lotar den Werth dieses Sekundärgewebes verkannt. Er nennt es schlechtweg dünnwandiges Holzparenchym. Der Charakter der periphloematischen Bündel und speciell die centrifugale Thätigkeit des Cambiumringes sind nicht erwähnt.

Van Tieghem[40]) hat nun zwar die Lotar'schen Angaben ergänzt. Bezüglich der im Umkreise der Gefässe sich wiederholenden Theilungen bringt er jedoch keine neuen Gesichtspunkte.

Endlich ist noch die Bearbeitung der kultivirten *Brassica*-Arten von Samsoe Lund und Hjalmar Kjaerskou zu erwähnen[41]).

Die Verfasser gehen auf die „intercalaren Leitstränge", welche im Holzparenchym auftreten ein und erklären dieselben korrekt als concentrische Bündel, die zum grösseren Theil als Phloemgruppen aufzufassen sind; auch haben sie den Zusammenhang derselben als ein System erkannt.

Ecballium Elaterium.

Die Wurzeln von *Ecballium* nehmen bekanntlich zum grösseren Theile fleischige Beschaffenheit an, ohne dass man sie morphologisch als Knollen bezeichnen kann. Die dicksten Wurzeln sind ähnlich wie die Knollen von *Thladiantha* stumpf fünf- oder sechskantig und lassen auf den Flächen dieselben Querwarzen erscheinen, welche ich bei *Thladiantha* als Lenticellen gedeutet habe.

---

[40]) Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. Bull. soc. Bot. france 1882 tom. 29. p. 277.

[41]) Morfologisk-anatomisk Beskrivelse af *Brassica oleracea* L., *Brassica campestris* L. og *Brass. Napus.* L. Kopenhagen 1885.

Wie aber schon van Tieghem[42]) hervorgehoben hat, weicht *Ecballium* in der Verdickungsweise von allen bisher untersuchten *Cucurbitaceen* ab.

Die wiederholte Bildung neuer Cambiumringe oder von Abschnitten solcher, ausserhalb des ersten Kreises der Sekundärbündel, habe ich bestätigt gefunden. Ebenso muss ich van Tieghem beistimmen in seiner Darlegung des, durch die Cambiumthätigkeit vermittelten Gewebezuwachses. Die Cambien erzeugen fast ausschliesslich nach innen zu dünnwandiges Parenchym, welches dem Holzparenchym der Sekundärbündel gleichwerthig ist. Dasselbe erfüllt sich reichlich mit Stärke. Nur hin und wieder werden einzelne Gefässe oder radial gestreckte Reihen solcher abgeschieden. Ich will deshalb ein näheres Eingehen auf den Bau der *Ecballium*wurzeln unter Hinweis auf van Tieghem unterlassen. Es genügt mir hervorgehoben zu haben, dass die Wachsthumsweise der *Ecballium*wurzeln mit dem der Knollenwurzel von *Thladiantha* nicht übereinstimmmt.

Aconitum Napellus.

Die *Aconit*knollen haben von jeher ein grosses Interesse, besonders bei den Pharmacognosten, hervorgerufen.

Die morphologische Beschaffenheit der *Aconit*knollen ist von Th. Irmisch[43]) mit der diesem Forscher eigenen Schärfe klar gelegt worden. Es mag deshalb nur in Kürze erwähnt werden, dass die Bildung derselben in ähnlicher Weise, wie die der Knollen von *Ficaria ranunculoides* und der *Ophrydeen* erfolgt, d. h. die Ersatzknolle entsteht als Achselspross aus einem Niederblatt der Mutterpflanze. Sie trägt an ihrem oberen Ende eine Laubknospe unterhalb deren die Knospenachse beträchtlich anschwillt und abwärts wachsend in eine lange Seitenwurzel übergeht, welche später den Eindruck einer rübenförmigen Pfahlwurzel erzeugt. Sie bildet die Hauptmasse der sogenannten *Aconit*knolle. Von ihr und den aus ihr entspringenden feineren Nebenwurzeln soll in folgendem ausschliesslich die Rede sein. Die anatomische Untersuchung der *Aconit*kollen dürfte zuerst von Berg[44]) in Angriff genommen worden sein. Derselbe erwähnt, dass die Knolle auf dem Querschnitt eine sternförmige Cambiumlinie erkennen lässt, welche im Allgemeinen fünfstrahlig, nicht selten aber sieben- bis achtstrahlig angetroffen wird und sich gegen das spitze Ende der Wurzel allmählich abrundet. Die Rinde theilt er in Aussen-, Mittel- und Innenrinde, wobei er unter letzterer die innerhalb der von ihm übersehenen Endodermis gelegenen, bis zum Cambium sich erstreckenden Gewebemassen versteht. Die Aussenrinde besteht nach ihm „aus wenigen Reihen dünnwandiger, brauner Korkzellen", während die Mittelrinde „ein Parenchym aus tangentialgestreckten farblosen,

---

42) Vergl. Bull. soc. bot. de france tom. 29. 1882. S. 279.

43) Ueber Keimung und Knospenbildung von *Aconitum Napellus* in Zeitschrift f. Ges. Naturw. 1854. S. 181 ff.

44) Berg, anatom. Atlas. Berlin 1865. S. 47 und Abbild. Taf. XXV.

getüpfelten, mit Stärkekörnern erfüllten Zellen bildet". Bezüglich des Holzkörpers giebt der Verfasser an, dass er „aus sehr vereinzelten vor den Ecken und Buchten des Cambiums stehenden Holzbündeln" bestehe.

Diese Holzbündel sind dreiseitig prismatisch und setzen sich aus zwei bis drei radialen, in einem Winkel gegen das Mark zusammentreffenden Gefässreihen zusammen. Das Mark ist ein stärkereiches Parenchym mit zusammengesetzten Stärkekörnern. Phloemelemente sind von Berg völlig übersehen worden.

Bei Weitem wichtiger ist die anatomische Bearbeitung der Knollen von *Aconit. Napell.* durch Arthur Meyer[45]). Sie erörtert den Bau von modernen Gesichtspunkten aus und ist mit ausserordentlicher Sorgfalt der Beobachtung durchgeführt, so dass nur wenige Punkte, zum Theil theoretischer Natur, unerledigt geblieben sind. In Bezug auf die Thatsachen führte meine Untersuchung durchweg zu einer Bestätigung der Meyer'schen Ausführung. Die feineren Nebenwurzeln zeigen den normalen Bau di- tri- bis pentarcher Dicotylenwurzeln. Ihre Epidermis zeichnet sich, wie schon Meyer hervorhebt, dadurch aus, dass ihre Wände eine deutliche Schichtensonderung erkennen lassen. Jede auf dem Querschnitt stark bogig nach aussen gewölbte Epidermiszelle zeigt an ihrer Aussenwand unterhalb der Cuticula eine tiefbraun gefärbte, gegen concentrirte Schwefelsäure resistente Lamelle, welche sich von der Aussenwand in die Radialwände hineinzieht und an dem Winkel, welchen die Radialwände mit der Innenwand bilden, gewöhnlich scharf abschneidet; zum Theil geht sie deutlich auch an die Innenwand über. Die Innenwand und die innerhalb der braunen Lamelle liegende farblose Wandschicht, welche das Lumen der Epidermiszelle begrenzen, sind farblos, nicht widerstandsfähig gegen concentrirte Schwefelsäure und färben sich mit Chlorzinkjodlösung blau.

Einzelne Zellen der Epidermis sind zu unverzweigten Wurzelhaaren ausgestülpt. Die unmittelbar unter der Epidermis liegende, mit dieser und der nächst folgenden Rindenschicht zum grösseren Theile im lückenlosen Verbande stehende Zellschicht, besteht aus dünnwandigem, auf dem Querschnitt nahezu isodiametrischen, inhaltsarm erscheinenden Zellen. Hin und wieder lässt sich ein kleiner Intercellularraum zwischen den Zellen der zweiten und dritten Schicht erkennen. Die Zellen der zweiten Schicht können im Sinne Vuillemin's (l. c. S. 10 d. Abhdlg.) als Exodermis bezeichnet werden. Meyer nennt sie Hypoderm. Seine Angabe, das dieselben keine Stärkekörner führen, kann ich nicht völlig bestätigen; ich fand in denselben wiederholt, allerdings sehr vereinzelt, kleine, einfache Stärkekörner, dem Wandbelage längs ihrer Innenseite eingebettet. Die Wände blieben bei Behandlung mit concentr. Schwefelsäure nicht erhalten.

Das primäre Rindenparenchym besteht je nach der Dicke der betreffenden Seitenwurzel aus zehn bis zwanzig Zellschichten, deren Zellen im Quer-

[45]) Ueber *Aconitum Napellus*. Archiv d. Pharm. Bd. 219. Heft 3. 1881. S. 241—273.

schnitt nahezu isodiametrisch, sehr dickwandig sind. Die vier bis fünf innersten Schichten des Rindenparenchyms sind auf dem Querschnitt tangential gestreckt. Die Membranen derselben färben sich mit Chlorzinkjodlösung blau. Sie sind angefüllt mit zahlreichen, zusammengesetzten Stärkekörnern. Ihre Wände zeigen vornehmlich spaltenförmige Tüpfelung. Zwischen diesen Zellen liegen zahlreiche drei-, vier- bis sechsseitige Intercellularen, die zum Theil unregelmässig verschoben sind.

Die von Meyer erwähnten kugelförmigen Intercellularfortsätze sind auch von mir beobachtet worden. Ob sie mit den zuerst von Lürssen[46]) beobachteten, später von Schenck[47]) und neuerdings von Kühn[48]) besprochenen Parenchym-Intercellularen der *Marattiaceen* identificirt werden können, muss weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben. Ob denselben nicht eine weitere Verbreitung unter den *Dicotylen* zukommt, muss ebenfalls eine offene Frage bleiben[49]).

Die Endodermis tritt an älteren und jüngeren Wurzeln und in allen Theilen der Knolle mit ausserordentlicher Deutlichkeit als geschlossener Gewebering hervor. Die einzelnen Endodermiszellen erscheinen auf dem Querschnitt fast genau quadratisch, oder ihr radialer Durchmesser überwiegt den tangentialen.

Dieses Verhältniss bleibt auch innerhalb der stark angeschwollenen Wurzel bestehen, obwohl die Rindenzellen in solchen in Folge des ausgiebigen, weiterhin zu besprechenden Dickenwachsthums eine auffällige tangentiale Dehnung erfahren.

Im Allgemeinen schliessen sich an die Innenwand je einer der innersten Rindenparenchymzellen je fünf bis acht Endodermiszellen an. Es erklärt sich dies daraus, dass die Endodermiszellen, so lange ihre Theilungsfähigkeit durch radiale Wände beibehalten, als die Wurzel bezw. die Knolle in die Dicke wächst. Ein Sprengen oder Obliteriren der Endodermiszellen wird durch diesen Umstand vermieden. Im Uebrigen zeigen jene die Caspary'schen Punkte und verhalten sich resistent gegen concentr. Schwefelsäure, wobei die gesammte Wand, also auch die Tangentialwände erhalten bleiben.

Der Centralcylinder der Seiten- und Nebenwurzeln zeigt zunächst völlig normalen Bau. Das Pericambium ist ununterbrochen und sowohl über den

46) Vergl. Lürssen, Ueber centrifug. lokales Dickenwachsthum innerer Parenchymzellen der *Marattiaceen*. Botan. Zeitg. 1873. S. 641 u. Taf. VI. u. vergl. auch Sitzb. Naturf. Ges. Leipzig. 1875. S. 76.

47) H. Schenck, Ueber die Stäbchen in den Parenchymintercellularräumen der *Marattiaceen*. Berlin, d. Deutsche bot. Ges. 1886. Bd. IV. S. 86—92.

48) Kühn, Untersuchung über die Anatomie der *Marattiaceen* und anderer Gefässkryptogamen. Flora 1889. S. 490.

49) Herr Dr. Carl Müller theilte mir freundlichst mit, dass er ähnliche Intercellular-Auswüchse der Membranen in Blattstielen von *Trollius europaeus* beobachtet habe.

primären Xylemgruppen, als über den primären Phloemgruppen mehrschichtig, in der Mehrzahl der Fälle dreischichtig entwickelt. Von den drei Schichten zeigt die äusserste die weitesten Lumina. Alle Zellen des Pericambiums sind reich an Protoplasma, entbehren der Stärkekörner ganz oder führen solche in geringer Anzahl. Die primären Xylemgruppen beginnen mit zwei oder drei, in tangentialer Richtung nebeneinander liegenden, spiralig verdickten Erstlingsgefässen, an welche sich nach innen zu häufig zwei weitere Gefässe mit leiterförmig angeordneten, spaltenförmigen Hoftüpfeln anschliessen. Endlich folgt am meisten gegen das Centrum vorgeschoben, ein grosses auf dem Querschnitt polygonales Tüpfelgefäss. Die primären Phloemgruppen bestehen aus äusserst zartwandigen Elementen, wie es scheint ausschliesslich aus Siebröhren und Geleitzellen.

Das zwischen Gefässplatten und Phloemgruppen vorhandene parenchymatische Grundgewebe, welches auch den markartigen Theil in der Mitte des Cylinders ausmacht, gleicht dem Parenchym des Pericambiums. Es enthält reichlich Protoplasma, aber keine Stärke. In der Normalwurzel beschränkt sich also die Stärkespeicherung ausschliesslich auf das Rindenparenchym. Beginnt nun in einer Seitenwurzel das sekundäre Dickenwachsthum, so treten zunächst rechts und links von den innersten Gefässen einzelne neue Gefässe auf, welche sich in centrifugaler Richtung aneinander reihen. Diese Gefässe sind nicht Bildungen eines Folgemeristems, sie gehen aus den Grundgewebszellen hervor, welche sich zwischen den primären Xylem- und Phloemgruppen befinden. Sie entsprechen jedensfalls dem „zweiten Primärholz“ oder „Metaxylem“ van Tieghems. Sobald aber diese Metaxylemgefässe angelegt worden sind, treten innerhalb der primären Phloemgruppen die bekannten, zur Bildung des Folgemeristems führenden, Theilungen auf. Es entsteht dadurch hinter jeder Phloemgruppe ein Cambiumbogen, dessen Spitzen allmählich über die primären Xylemgruppen hinweggreifen. Auf diese Art kommt der schon von Berg beobachtete sternförmige Cambiumstreifen zu Stande.

Ueber den vorspringenden Ecken desselben erscheint das Pericambium bald vielschichtig, so dass sich die primären Xylemgruppen umgekehrt gegen das Centrum vorzuschieben scheinen. Jedenfalls liegen die Erstlingsgefässe jetzt weit von der Endodermis entfernt und mit den primären Phloemgruppen nicht mehr auf gleicher Peripherie.

Hält nun das durch das Folgemeristem vermittelte Dickenwachsthum längere Zeit an, so bildet sich in manchen Wurzeln sekundäres Phloem und Xylem in gewohnter Weise hinter den primären Phloemgruppen. Es schaltet sich hier ein collaterales, offnes Gefässbündel ein. Eine vom normalen Typus abweichende Erscheinung spricht sich jedoch darin aus, dass die primäre, nach aussen gedrängte, Phloemgruppe nicht collabirt resp. zerdrückt wird und dass auch kein unmittelbarer Anschluss an das sekundäre Phloem statt hat. Letzteres ist von den primären Gruppen durch mehrere Schichten plasmareichen Parenchyms getrennt.

Die Grenze zwischen diesen und dem sekundären Phloem hebt sich scharf gegen die Rinde hin als convexer Bogen ab.

Das sekundäre Xylem schliesst sich dagegen gewöhnlich lückenlos an das vorhin genannte Metaxylem und damit an das primäre Xylem an.

Bemerkenswerth ist auch, dass bei derartiger Ausgestaltung der Wurzel gewöhnlich der Markkörper (wenn auch nur wenig) an Masse gewinnt und seine Elemente mit Stärke füllt.

Ebenso wie die kräftigeren Seitenwurzeln verhält sich das an die entwickelten Knollen sich anschliessende, einer Pfahlwurzel vergleichbare, Knollenende. Das sekundäre Dickenwachsthum nimmt um so energischer zu, je mehr man sich dem Knollentheile selbst nähert. Hier erhält man gewöhnlich folgendes Bild: Um das ziemlich reich entwickelte cylindrische Mark gruppiren sich je nachdem der primäre Aufbau des Wurzelcentralcylinders pentarch bis octarch war, fünf beziehungsweise bis acht wohlentwickelte, auf dem Querschnitt keilförmig, oval erscheinende collaterale Bündel, welche durch breite Parenchymstrahlen von einander getrennt sind. Diese Strahlen führen aber gegen das Wurzelcentrum hin auf die jetzt sehr winzig erscheinenden primären Xylemgruppen.

Das Cambium, welches früher einen ununterbrochenen sternförmigen Ring bildete, scheint aber in so viel isolirte Streifen zerfallen zu sein, als collaterale Bündel vorhanden sind. In ihrer radialen Verlängerung, dicht unter dem Pericambium liegen die völlig isolirten primären Phloemgruppen.

Diese auffällige Erscheinung kommt auf zweierlei Weise zu Stande.

In vielen Fällen fand ich nämlich, dass oberhalb der primären Xylemgruppen das Folgemeristem völlig verschwindet; die Meristemzellen strecken sich stark radial und unterscheiden sich in Nichts mehr von den Parenchymmassen, welche zwischen den primären entstandenen, in unmittelbarem Anschluss an das zweite Primärholz entwickelten, collateralen Bündeln liegen und zwischen diesen und den primären Phloemgruppen sich als trennendes Gewebe eingeschoben haben.

Alle Parenchymmassen speichern in der für den Austrieb des nächsten Jahres bestimmten Knollenwurzel reichlich Stärke, führen aber auch reichlich Fehling'sche Lösung reducirende Substanzen (Glycose). Stärkefrei, jedenfalls sehr stärkearm, bleibt nur die Endodermis und die Cambiumbänder zwischen sekundärem Phloem und Xylem; stärkearm ist auch das Parenchym, welches unmittelbar den primären Xylemgruppen nach aussen anliegt.

Durch den Verfolg der Entwickelungsgeschichte konnte ich aber mit Sicherheit feststellen, dass, so lange das Dickenwachsthum der Knolle anhält, ein ununterbrochener Cambiummantel erhalten bleibt, welcher dadurch ausgezeichnet ist, dass die Fascicularcambien mit solchen Streifen abwechseln, welche nur nach aussen Sekundärgewebe und zwar stärkeführendes Parenchym abscheiden. Mit dem Bündelcambium der Sekundärbündel stehen die letzterwähnten Streifen derart in Verbindung, dass sie sich seitwärts rechts und links an dem sekundären Wurzelholz bis an die Fascicularcambien hinaufziehen.

In dem kräftig entwickelten Knollentheile kommt eine andere Art des Zerfalls des Cambiumringes in einzelne, lebhafter thätige Streifen zu Stande. Man sieht nämlich eine breite Cambiumzone in tangentialer Richtung vor jeder der mehr oder weniger keilförmig nach aussen vorgeschobenen sekundären Xylemmassen sich hinziehen. Nach rechts und links scheint diese Cambiumzone unterbrochen zu sein. Es schliesst sich ihr das stärkereiche Parenchym an, in welchem gegen die Peripherie hin die primäre Phloemgruppe inselartig eingebettet erscheint. Ueberschreitet man das Parenchym bis zum nächsten Xylemkeile, so trifft man vor diesem auf die scheinbare Fortsetzung des Cambiumringes und so fort. Der Cambiummantel ist demnach scheinbar in so viel Streifen zerfallen, als Fascicularcambien vorhanden sind und Interfascicularcambien scheinen zu fehlen. Der ursprüngliche Cambiumstern würde in diesen Fällen der Umrisslinie eines Zahnrades mit wenigen (meist fünf) stark hervorspringenden, abgestumpften Zähnen vergleichbar sein.

Es ist hierbei aufmerksam zu machen, dass bei dieser Configuration des Cambiumsternes die Spitzen desselben den Vertiefungen des ursprünglichen Cambiumsternes entsprechen, während umgekehrt die Ecken dieses, hinter welchen die primären Xylemgruppen liegen, jetzt die vertieften Abschnitte einnehmen. Es tritt gleichsam eine Umlagerung in der Form des Sternes ein.

In diesem Cambium herrscht eine sehr ungleiche Thätigkeit; am meisten energisch arbeitet das Cambium, welches das obere Ende jedes Zahnes einnimmt und zwar erzeugt dieses vornehmlich centripetal sekundäres Holz.

Das Cambium zwischen je zwei Zähnen, also oberhalb der primären Xylemgruppen arbeitet ausschliesslich centrifugal, bildet aber nur sekundäres Parenchym, braucht jedoch nur wenig zu leisten, weil sich seine Derivate stark radial strecken und ausserdem unregelmässig intercalare, meist tangential gerichtete Theilungen erfahren. Das Cambium längs der Seiten jedes Zahnes arbeitet noch träger, weil es nur die Verbindung zwischen dem sekundären Xylem und dem oben besprochenen sekundären Parenchym aufrecht erhält. — Es liegt hier der höchst interessante Fall vor, welchen man bisher in ähnlicher Weise nur bei den *Bignoniaceen* kennen gelernt hat.

Ich muss bezüglich dieser auf die Mittheilung von Hovelacque: „sur la formation des coins libériens des Bignoniacées“ (Comptes rendus Paris 1887 tom. 105 p. 881—884), hinweisen.

Eine noch ausführlichere Darstellung giebt derselbe Verfasser in seiner umfangreichen Arbeit „Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées, et Utriculariées (Paris 1888) an[50]).

Während bei den *Bignoniaceen* gewisse Cambiumstreifen centrifugal nur Phloem erzeugen, wodurch das sekundäre Holz zerklüftet erscheint, erzeugen die analogen Cambiumstreifen in der *Aconit*wurzel nur Parenchym, welches sich aber in gleicher Weise zwischen die sekundären Holzmassen einschaltet. Die eingeschalteten Parenchymmassen würden jedoch auch bei

[50]) Vergl. (l. c.) besonders p. 60 ff.

Aconitum als dem Phloem gleichwerthige Gewebemassen gelten können. Die Massen des sekundären Phloems sind übrigens bei den älteren Sekundärbündeln häufig so reichlich von stärkeführenden Phloemparenchym durchsetzt, dass einzelne Bündelchen, aus wenigen Siebröhren mit ihren Geleitzellen bestehend, in ihnen hervortreten. Auf dem Querschnitt erscheinen diese Bündelchen wie in das Parenchym eingestreute Inseln. Untersucht man die *Aconit*knolle in ihrem mittleren Theile, so macht sich eine weitgehende Vermehrung aller parenchymatischen Elemente des Centralcylinders geltend. In den Rindenzellen (welcher im Laufe der Knollenentwicklung neben tangentialer Streckung eine lebhafte Theilung durch Radialwände, eine Erscheinung, auf welche ich bei *Aconitum Störkeanum* eingehend zurückkommen werde, erfahren) hat sich der Stärkegehalt nicht sonderlich vermehrt; dieselben sind beträchtlich tangential gestreckt, ihre Wände sind stark verdickt, etwas gelblich erscheinend und schliessen scharf begrenzt gegen die Endodermis ab, welch' letztere ihren früher beschriebenen Charakter unverändert beibehalten hat.

In dem Bau des Centralcylinders hat sich die auffälligste Veränderung mit den leitenden Elementen vollzogen.

In der Regel ist von den scharf umschriebenen Sekundärbündeln des Wurzelendes in der Knolle kaum noch eine Andeutung vorhanden. Das Cambium erscheint in der wiederholt erwähnten Sternform und zwar so, dass die Spitzen desselben über den primären Holzgruppen liegen, die Einbuchtungen dagegen mit den primären Phloemgruppen auf gleichen Radien. Diese primären Phloemgruppen liegen noch unmittelbar unter dem zwei- bis dreischichtigen Pericambium, zeigen aber nur geringen Umfang. Zwischen den Phloemgruppen und dem Cambium liegt nur sekundäres Parenchym, welches, wie die Zellen des Pericambiums, mit Stärkemassen angefüllt ist.

Ein gleiches gilt für das beträchtlich vermehrte dünnwandige Markparenchym der Knolle. Die Vermehrung des letzteren beruht auf regellos erfolgenden, intercalaren Theilungen.

Nur hin und wieder treten auf gleichem Radius mit den Phloemgruppen Andeutungen der Secundärbündel auf. Es liegen dann unmittelbar innerhalb des Cambiums einige leiterförmig verdickte Gefässe, die so gruppirt sind, dass sie sich mehr tangential nebeneinander ausbreiten, als dass sie einen radialgestreckten Complex bilden. Ihnen gegenüber liegen dann ebenfalls dem Cambium genähert einige unscheinbare Phloemgruppen, aus Siebröhren und Geleitzellen bestehend.

Sehr eigenthümlich verhalten sich dagegen die sekundären Gebilde in der Nähe der primären Xylemgruppen.

Wie schon für das nicht knollige Wurzelende oben angegeben worden ist, schliessen sich an die innersten Gefässe jeder primären Xylemplatte beiderseits Gefässe sekundärer Entstehung an, welche wir mit van Tieghem als „Metaxylem" bezeichneten. Durch diese nehmen die Xylemplatten tangential an Breite zu. An sie schliessen sich nun durch die Cambiumthätigkeit

nach aussen hin weitere Sekundärgefässe an und zwar in der Weise, dass sie im Grossen und Ganzen eine langgestreckte Xylemgruppe aufbauen, welche sich in Richtung gegen die ihr zugehörige Phloemgruppe hin erstreckt. Es entsteht dadurch eine höchst eigenartige Gruppirung. Fasst man eine der primären Xylemgruppen ins Auge, so erstrecken sich von ihrem inneren Ende zwei bogig verlaufende, nach aussen hin divergirende, sekundäre Gefässplatten.

Die Richtung dieser Gefässplatten weist aber, wenn man sie über das Cambium und durch die Massen des sekundären Parenchyms ausserhalb desselben verfolgt, gegen die rechts und links von der primären Xylemplatte belegenen weit nach aussen geschobenen primären Phloemgruppen hin.

In dieser selben Richtung liegen auch, durch Parenchym von einander getrennt, einzelne (drei bis vier, je nach der Dicke der Knolle auch wohl mehr) Phloemgruppen, welche jedoch nur aus wenigen Siebröhren mit ihren Geleitzellen bestehen.

Der Raum zwischen den sekundären, von einer primären ausstrahlenden, Xylemgruppen, ist fast nur von Parenchym erfüllt, in welchem man in geringer Zahl regellos zerstreute Siebröhren-Gruppen antrifft. Dieselben häufen sich gewöhnlich in der Nähe des die Enden der Xylemplatten verbindenden Cambiums, welches übrigens, auch gegen die primäre Xylemgruppe hin, einzelne zerstreut stehende Gefässe abscheidet. Fasst man diese ganze Erscheinung von einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammen, so ergiebt sich, dass die Knollenbildung bei *Aconitum Napellus* in erster Linie auf die Bildung sekundären, von dem Folgemeristem nach aussen abgeschiedenen, Parenchyms zurückzuführen ist; wenn man will, kann man dieses Parenchym als ein dem sekundären Phloemparenchym entsprechendes auffassen.

In zweiter Linie beruht die Knollenbildung auf dem intercalaren Wachsthum des Wurzelmarkes. Das Rindengewebe betheiligt sich an der Knollenbildung in keiner Weise, nicht einmal durch die Ausbildung eines Oberflächenperiderms. Es bedarf nur kurzer Erwähnung, dass alle Parenchymmassen der *Aconit*knollen ausser Stärke noch andere Stoffe speichern. Wie erwähnt, zeigen nämlich die Parenchymzellen auch Glycosegehalt, sofern man die starke Reduction der Fehling'schen Lösung auf diesen bezieht. (Die Schnitte durch die Knolle färbten sich in Fehling'scher Lösung zuerst rothgelb und zuletzt fast schwarz.) Zweifellos müssen ja auch die Parenchymzellen die grössere Menge der giftigen Alcaloide des *Aconits* enthalten. Nach den Untersuchungen von L. Errera[51]) sind die Alcaloide besonders reichlich in der Nähe des Siebtheiles und in diesem selbst enthalten, finden sich aber auch in allen Zellen der Rinde selbst der

[51]) Vgl. Errera, Maistriau, et Clautriau, premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloides dans les plantes (Mém. cour. au congr. de 1885/6 de la soc. roy. des sc. méd. et nat. de Bruxelles 1887. Note préliminaires Bull. de l'Acad. royal. de Belg. t. XIII, 1887 und Errera, Ueber Localisation der Alcaloide in den Pflanzen. Biol. Centralb. VII, 1887/88. p. 201—209.

Epidermis und ihrer Haargebilde und in den Zellen der Endodermis. Längsschnitte durch die Knollen lassen keine bestimmte Anordnung weder des Markes, noch des Sekundärparenchyms erkennen, welche etwa auf eine Ab- oder Zuleitung plastischer Stoffe aus den Leitsträngen hinweisen.

Seignette beschreibt in seiner oben erwähnten Arbeit diese höchst interessanten und complicirten anatomischen Verhältnisse mit einer auffallenden Kürze.

Aconitum Stoerkeanum.

Der Bau der Wurzel von *Aconitum Stoerkeanum* entspricht in allen wesentlichen Punkten demjenigen der Wurzel von *Aconitum Napellus*. Die vorhandenen Abweichungen sind aber doch derart, dass man jederzeit aus dem Vergleich zweier, in entsprechender Höhe geführten Querschnitte unterscheiden kann, welcher der beiden *Aconitum*arten der betreffende Schnitt angehört. Ich will desshalb auf die charakteristischen Unterschiede etwas näher eingehen.

Was zunächst die Rinde anbetrifft, so scheinen die für *Aconitum Napellus* erwähnten Sklerenchymzellen bei *Aconit. Stoerk.* häufiger zu sein. Besonders auffällig ist mir aber die Erscheinung, dass die sehr stark tangential gedehnten Zellen des Rindenparenchyms fast durchgängig in Zwillingsform erscheinen, d. h. sie gehen paarweise aus einer Mutterzelle durch nachträglich erfolgende Radialtheilungen hervor. (Ich erwähnte diese Theilungsvorgänge zum Theil desshalb, weil ich sie in weitgehendster Form auch bei *Dahlia* und *Cirsium* beobachtete, auf welche Fälle ich an späterer Stelle zurückkomme.) Der Beweis für die Auffassung liegt für mich in drei Thatsachen: erstens ist die Radialwand genau rechtwinklig zu den Tangentialwänden der Mutterzelle gerichtet, deren beide Enden abgerundet erscheinen, so dass der Gesammtumriss der Zwillingszelle einer sehr langgestreckten Ellipse entspricht, in welcher die Radialwand den kleineren Durchmesser darstellt. Zweitens ist die Radialwand vielmals dünner als die Tangentialwände; letztere sind deutlich doppelt konturirt, während die Radialwände bei schwacher Vergrösserung als einfache Linien sichtbar sind. Drittens sind die Intercellularen in der Rinde fast ausschliesslich an den abgerundeten Enden der Zwillingszellen vorhanden, während an den Ansatzstellen der Radialwände gar keine oder doch nur äusserst kleine Intercellularen sichtbar sind. Am auffälligsten werden diese Verhältnisse in den Fällen, wo eine Sklerose eintritt, dieselbe trifft dann immer nur eine der beiden Zwillingszellen.

Die Epidermis zeigt keine abweichenden Erscheinungen.

Das Pericambium ist wie bei *Aconit. Napellus* mehrschichtig, führt aber bei *Aconit. Stoerk.* wie die Rinde vereinzelte Sklerenchymzellen, besonders in unmittelbarer Nähe der Endodermis. Bei *Aconit. Napellus* konnte ich sklerotische Zellen im Pericambium nicht finden. Die Ausbildung der Phloem- und Xylemgruppen zeigt insofern Verschiedenheiten, als in dem verlängerten Knollenende von *Aconit. Stoerk.* die Sekundärbündel

hinter den primären Phloemgruppen niemals so deutlich keilförmig hervortreten. Sie beschränken sich auf eine tangential verbreiterte Gruppe von Gefässen, welche durch Metaxylem mit den benachbarten Xylemgruppen in Verbindung steht. Das Cambium über denselben schliesst sich concav nach aussen an das sekundäre Phloem an.

Je weiter man vom Wurzelende aus aufwärts in die Knolle vorwärts schreitet, umsomehr treten die Sekundärbündel zurück. Es bleibt aber ein sehr deutliches Cambium erhalten, welches sich nach Art eines Interfascicularcambiums von einer Primärgruppe zur anderen hinzieht. Neben den Primärgruppen liegt in der Knolle nach rechts und links sich erstreckend Metaxylem und an dieses sich anschliessend aus dem Cambium hervorgehende Gefässe, so dass dieselbe strahlige Anordnung des Xylems wie bei *Aconit. Napell.* resultirt, jedoch wieder mit dem Unterschiede, dass die ganze Gruppe tangential sehr in die Breite gezogen scheint. Dem primären Phloembündel gegenüber fehlen die Gefässe.

Das Cambium, welches sich über die Primärgruppen und die sich anschliessenden Metaxylemkeile hinwegzieht, wendet sich seitlich von letzteren bogig nach innen, um dann in das erwähnte Interfascicularcambium überzuführen. Dieses Verhalten entspricht durchaus der von mir erörterten Anschauung betreffs der Bildung des Sekundärparenchyms von *Aconit. Napell.* Zwischen der weit nach aussen gerückten Gruppe des primären Phloems und dem Cambium liegt nur stärkereiches sekundäres Parenchym, welches mithin wie bei *Aconit. Napell.* sekundärem Phloemparenchym gleichwerthig ist.

In einzelnen Fällen liegt in unmittelbarer Nähe des Cambiums hin und wieder eine kleine Siebröhrengruppe, welche aus der Längstheilung einer sekundären Parenchymzelle resp. einer Verticalreihe von solchen hervorgegangen ist.

Solche Siebröhrengruppen finden sich in grösserer Menge zerstreut ausserhalb der primären Xylemgruppen und der sich ihnen anschliessenden sekundären bezw. Metaxylemkeile.

Diese im Phloemparenchym liegenden Siebröhren stehen übrigens durch quergerichtete und schief verlaufende Verbindungsstränge, aus Siebröhren und Geleitzellen, untereinander im Zusammenhang. Solche Fälle sind bekanntlich in den Stämmen der *Cucurbitaceen* sehr häufig*)

Das Mark verhält sich wie bei *Aconit. Napell.*, ebenso die Vertheilung der Stärke in allen parenchymatischen Geweben.

*) Vergl. oben.

Die im vorangehenden Abschnitte behandelten Knollen stimmen zwar insofern überein, als bei ihnen die Knollenbildung wesentlich auf sekundäre Wachsthumserscheinungen des Wurzelcentralcylinders zurückzuführen ist. In zweiter Linie stimmen sie insofern überein, als der wesentliche Antheil an der Bildung der sekundären Gewebe dem Phloemparenchym zufällt. In der Art, wie sich die Gewebebildung vollzieht, sind die untersuchten Fälle aber durchaus verschieden.

Bei *Oenanthe gymnorrhiza* schalten sich in der normalen Weise Sekundärbündel zwischen die primären Xylemplatten ein und das Phloem dieser Sekundärbündel kommt zu massiger Entwicklung. Bei der naheverwandten *Oenanthe globulosa* ist das Wachsthum total verschieden hiervon; es bilden sich ausschliesslich um die primären Xylemgruppen periphloematische Sekundärbündel mit vorwiegender Phloementwickelung.

Thladiantha dubia combinirt beide vorstehende Fälle, indem mächtig entwickelte Sekundärbündel zwischen den Primärplatten entstehen.

Analog wie bei *Oenanthe globul.* bilden sich um diese letzteren periphoematische Bündel mit vorwiegender Phloembildung. Dieser Vorgang wiederholt sich aber ausserdem um das isolirte Centralgefäss und die im Sekundärparenchym liegenden Gefässgruppen.

Bei *Aconitum* endlich werden die Primärgruppen der Ausgangspunkt für die Bildung des Metaxylems und schmaler Keile von Sekundärholz, während der weite Raum zwischen Cambium und Endodermis und namentlich innerhalb der primären Phloemgruppen von Secundärparenchym gebildet wird, welches dem Phloemparenchym gleichwerthig erachtet werden muss. Bei *Aconitum* nimmt auch das Mark an der Knollenbildung Theil.

Bei *Oenanthe gymnorrhiza* und *globulosa* sowie bei *Thladiantha* wird die gesammte primäre Rinde durch Pericambialkorkbildung abgeworfen. Bei *Aconitum* bleibt die Rinde dadurch erhalten, dass der Ausgleich der Tangentialspannung durch fortgesetzte Radialtheilungen der ursprünglich vorhandenen Rindenzellen bewirkt wird.

II. Die Knolle besteht vorwiegend aus sekundärem Xylemparenchym.

Oxalis lasiandra.

Die langgestreckten, spindelförmigen Knollenwurzeln von *Oxalis lasiandra* zeigen makroskopisch folgendes Verhalten: Die ganze Wurzel erscheint fast wässrig durchsichtig, von grauweisser Farbe, ähnlich wie manche Fischblasen unserer Flussfische; sie entbehrt also auffälligerweise eines, makroskopisch sichtbaren, Korkmantels, durch dessen Vorhandensein die Mehrzahl der Wurzeln bekanntlich dunkelbraune bis schwarzbraune Färbung annehmen.

Aus der Knollenwurzel, welche sich unterwärts in ein langes, fadenförmiges, ausserordentlich dünnes Ende fortsetzt, treten hin und wieder zarte Nebenwurzeln aus, welche sich in der gewohnten Weise weiter verzweigen.

Schneidet man die Knollenwurzel quer durch, so erblickt man in ihrem

Centrum eine schneeweisse Gewebemasse, welche man für einen querdurch schnittenen Centralcylinder anzusehen geneigt ist.

Die vielmals dickere, denselben umgebende Gewebemasse macht den Eindruck eines fast fettglänzenden Wassergewebes, welches so transparent ist, dass man den Querschnitt betrachtend, auf ziemlich weite Entfernungen hin von dem scheinbaren Centralcylinder schnurgerade radial gerichtete Linien ausgehen sieht. Man kann sich leicht überzeugen, dass diese weissen Linien die Centralcylinder der aus der Knollenwurzel hervorbrechenden Nebenwurzeln sind.

Da auf einem Querschnitt mehrere, in verschiedenem Abstande von der Schnittfläche die Knolle durchsetzende Centralcylinder, solcher Nebenwurzeln, in ungefähr gleichen Winkelabständen durchscheinen, so macht das Bild den Eindruck, als sei die Hauptwurzel radial gefächert.

Es sind dies natürlich nur habituelle Erscheinungen.

Will man sich über den Bau der Knollen vergleichend unterrichten, so muss zunächst der Aufbau der fadenförmigen Nebenwurzeln ins Auge gefasst werden.

Mir stand freilich nur sehr beschränktes Material zur Verfügung, so dass ich einige Punkte leider unerledigt lassen muss. Immerhin reichen meine Beobachtungen aus, um die Eigenthümlichkeiten der Knollenbildung aufzuklären.

Den Nebenwurzeln fehlte nämlich an meinem Material die Epidermis und die parenchymatische Rindenschicht; beide müssen mithin ausserordentlich vergänglich sein, denn ich fand nicht einmal die Reste der Rinde, welche man doch bei den meisten Wurzeln mit ähnlichem Verhalten als braunen, der Zersetzung anheimgefallenen Ueberzug beobachtet.

Die Querschnitte derselben zeigten alle als äussere Grenzschicht, eine aus unverdickten Zellen bestehende, jeden mechanischen Schutzes entbehrende Endodermis. Nach aussen sassen ihnen bisweilen zerfetzte Reste der Zellenwände der innersten Rindenschicht oder einzelne Zellen derselben an.

Die Innenwände der Endodermiszellen zeigen einen schwachbogigen Verlauf und sind nur eine Wenigkeit stärker als die fast geradlinigen Aussenwände. Gegen concentr. Schwefelsäure sind nur ihre Radialwände widerstandsfähig.

Unter dieser Endodermis liegt ein einschichtiges Pericambium, dessen Zellen relativ dickwandig sind; sie lassen sich nur schwierig von den Xylemgruppen und das Grundgewebe darstellenden Gewebeelementen unterscheiden. Sie markiren sich eigentlich nur durch das topographische Merkmal und sind nicht verholzt.

Der Centralcylinder der Nebenwurzel ist gewöhnlich hexarch und zwar erweitern sich die Xylemplatten nach innen derart, dass sie mit grossen, getüpfelten Gefässen abschliessen. Die beschränkten Raumverhältnisse gestatten aber nur die Entwicklung von zwei oder drei grossen Gefässen, so dass von jedem derselben zwei, resp. drei der Gefässplatten auszustrahlen scheinen. Die grossen Gefässe sind gegenseitig zum Theil auch von den Platten der kleineren Gefässe getrennt, durch Grundgewebsparenchym, welches sich leicht von den Porengefässen dadurch unterscheidet, dass seine

Wände von feinen Porenkanälen so zahlreich durchbohrt sind, dass sie von der Fläche zum Theil wie Siebplatten erscheinen.

In dem mir zur Verfügung stehenden Material waren die Phloembündel zwischen den Xylemgruppen ausnahmslos verschwunden und zeigten die Schnitte an ihrer Stelle eine Lücke.

Es beweist dies, dass die von mir untersuchten Wurzeln bereits funktionslos waren, zugleich aber geht aus dieser Erscheinung hervor, dass die Nebenwurzeln niemals weder in der Aussenrinde, noch im Pericambium Kork produciren. Sie entbehren also eines Schutzes gegen Wasserverlust und auch eines mechanischen Schutzes.

Dass die Nebenwurzeln überhaupt erhalten bleiben, verdanken sie nur der relativen Dickwandigkeit des Pericambiums, des Grundparenchyms und der Xylemelemente. Ein eigentlicher Markkörper ist nicht vorhanden.

Schreitet man von dem Wurzelende auf successiven Querschnitten in das untere Knollenende aufwärts, so findet man den Centralcylinder durch sekundäre Wachsthumserscheinungen wesentlich verändert. Wie es bei normalem Dickenwachsthum der Wurzeln bei *Dicotylen* der Fall ist, haben sich zwischen je zwei benachbarte primäre Xylemplatten mächtige sekundäre Bündel eingeschaltet. Dieselben sind im Umrisse breit keilförmig, so dass die Markstrahlen ähnlichen Parenchymmassen in der Verlängerung der primären Xylemplatten, auf dem Querschnitte nur wenige Zellschichten breit sind und leicht übersehen werden können.

Der sekundäre Holzkeil besteht in seinem inneren Theile aus zahlreichen weitlumigen Gefässen mit lochförmig perforirten Gliedern.

Hin und wieder sind schräg aufsteigende Gefässquerwände leiterförmig durchbrochen. Nach aussen hin treten die Gefässe regellos zerstreut und völlig isolirt auf. Alle Gefässe sind mit spiraligen Verdickungen ausgestattet. Das Gewebe zwischen den Gefässen ist in der Nähe des Wurzelcentrums dickwandig und erinnert auf dem Querschnitt an Libriform. Da wo die Gefässe sich zu isoliren beginnen, zeigt das dieselben umgebende Gewebe den Charakter dünnwandigen Holzparenchyms; dasselbe verräth durch die radiale Anordnung seiner Zellen die sekundäre Entstehung.

Ein breiter Cambiumring tritt auf dem Querschnitt besonders deutlich dadurch hervor, dass die trennenden Parenchymschichten in der Verlängerung der primären Xylemgruppen, wie oben erwähnt, äusserst schmal sind.

Es tritt also beim fortschreitenden Dickenwachsthum die Bildung dünnwandigen Holzparenchyms mehr und mehr in den Vordergrund, während das Centrum von verholzten Gewebemassen eingenommen ist.

Die breite Phloemschicht vor jedem der sekundären Holztheile besteht ebenfalls ausschliesslich aus zartwandigen Elementen, welche die radiale Reihung deutlich erkennen lassen. Hin und wieder heben sich in ihnen einzelne Siebröhren nebst ihren Geleitzellen inselartig ab, so dass auch das Phloem zum grösseren Theil aus Parenchym besteht.

An Stelle des früher beschriebenen Pericambiums sieht man mehrere

Schichten (5—7) zartwandigen Gewebes, in welchem zahlreiche Radialwände darauf hinweisen, dass dieses Gewebe lange Zeit die Spannungen ausgleicht, welche durch das Dickenwachsthum der sekundären Bündel erzeugt werden. Dieser Spannungsausgleich verhütet das Einreissen der peripherischen Gewebepartien, die ebensowenig wie bei der früher beschriebenen Nebenwurzel durch Pericambialkork nach aussen abgeschlossen werden. Der Abschluss nach aussen wird dadurch bewirkt, dass sich die peripherischen Zellschichten zunächst tangential strecken und schliesslich obliterirend zu einer äusserst dünnen, gelblich braunen Lamelle zusammengedrückt werden.

Weder in der oben beschriebenen Rindenpartie, noch im sekundären Phloem, noch im Parenchym der Xylemmassen findet sich Stärke, wohl aber lässt sich durch die Fehling'sche Lösung das Vorhandensein von reducirenden Substanzen in allen parenchymatischen Geweben erkennen. Besonders reichlich wird der Reduktionsniederschlag in dem dickeren Theile der Knollen.

Diese unterscheiden sich von den eben beschriebenen Uebergangspartien dadurch, dass sich das sekundäre Parenchym ausserordentlich stark vermehrt. Es besteht fast nur aus radialgerichteten und radial sich stark streckenden Parenchymzellen. Im dicksten Theile der Knolle ist das Phloemparenchym ca. bis sechs und sieben Millimeter dick. Die Siebröhrengruppen erscheinen in ihm als unregelmässig zerstreute Punkte, welche untereinander, wie bei *Aconitum Napell.* durch sehr feine Siebröhrencommissuren in Verbindung stehen.

Durch die vom Cambium ausgehende Produktion der Phloemmassen werden natürlich die pheripherisch gelegenen Phloemparenchymzellen umsomehr tangential gestreckt, je näher sie der äusseren Knollengrenze liegen. In vielen derselben beobachtet man kleine octaedrische und prismatische Kalkoxalatkrystalle.

Im höchsten Stadium der Knollenbildung tritt noch eine beachtenswerthe Erscheinung auf. Die centralen Holzmassen lösen sich in der Weise auf, dass sich die Parenchymzellen zwischen den Gefässen nach den verschiedensten Richtungen, besonders aber tangential strecken. Dickwandige Parenchymzellen fehlen ganz. Die Gefässe rücken durch die Streckung der Parenchymzellen weit auseinander und das Centrum der Wurzel wird zu einem rhexigenen Intercellularraum, in welchen noch einzelne übermässig gedehnte Parenchymzellen oder Stränge solcher hineinragen.

Dahlia variabilis.

Unsere vielkultivirte *Dahlia variabilis* ist bekanntlich eines der häufigst angeführten Beispiele für die Ausbildung knollig verdickter, als Reservestoffspeicher fungirender Wurzeln.

Die knollige Anschwellung setzt sich bei jugendlichen Reservespeichern ziemlich scharf, sowohl gegen die nicht knollig angeschwollene Fortsetzung, als auch gegen den Knollenträger, ab. Aeltere Knollenwurzeln zeigen durchweg eine Spindelform. Aus allen Theilen der Wurzeln brechen feine Nebenwurzeln hervor.

Der Bau der letzteren entspricht dem bekannten Typus. Sie sind meist tetrarch, starke Seitenwurzeln fand ich bis hexarch. Die nur wenig (ca. sechs Schichten) starke Rinde wird von einer, aus englumigen, langgestreckten, dünnwandigen Zellen gebildeten Epidermis überdeckt, welche äusserst zahlreiche, vielfach gewundene, bisweilen auch mit kurzen Zweigen versehene Wurzelhaare erzeugt. Die Exodermis besteht aus weiten, plasmafreien, verkorkten Zellen, welche bisweilen deutlich auf den Radialwänden die Caspary'schen Punkte erkennen lassen. Die folgenden Schichten zeigen zierliche radiale Reihung und damit Hand in Hand gehend concentrische Anordnung, welche durch die vierseitig prismatischen Intercellularen besonders deutlich hervortritt. (Es wiederholt sich hier der für *Tradescant. crassifol.* und *Oenanthe* besprochene Rindenbau.)

Zwischen Epidermis und Exodermis, sowie zwischen dieser und der folgenden Rindenschicht fehlen die Intercellularen, nicht so zwischen der Endodermis und der ihr aufliegenden Schicht. Hier findet man die Intercellularen häufig von einer harzartigen Masse ausgefüllt.

Bisweilen sind alle Intercellularen am Aussenrande der Endodermis in dieser Weise zu Sekretbehältern ausgebildet.

Vuillemin[52]) und nach ihm Triebel[53]) haben bereits auf diese eigenartigen Ausbildungen von Sekretcanälen, die aus der Endodermis hervorgehen, hingewiesen und dieselben zum Gegenstande von Specialuntersuchungen gemacht.

Es ist demnach kein Zweifel, dass bei der Mehrzahl der *Compositen* Oelgänge durch tangentiale Theilung der jungen Endodermiszellen erzeugt werden; bisweilen folgt der Tangentialtheilung eine Radialtheilung.

Die vier entstandenen Zellen weichen im Centrum zur Bildung des Secretcanales auseinander und die beiden inneren secernirenden Zellen erhalten die Caspary'schen Punkte. Vuillemin l. c. pag. 82. Fig. 12. vgl. auch Triebel l. c. Tab. 4. Fig. 1.

Angaben über die Wurzeln von *Dahlia variabilis* finden sich bei den genannten Forschern nicht, dagegen ist mir die Bearbeitung der Knollenwurzel dieser Pflanze durch Scignette[54]) bekannt. Ich werde auf diese Mittheilung weiterhin zurückkommen.

Der Centralcylinder zeigt ein einschichtiges, aus relativ weiten, inhaltsarmen Zellen bestehendes Pericambium, an welches sich die Erstlingsgefässe der primären Gefässplatten bei zarten Wurzeln unmittelbar anlegen. Bei

52) Vuillemin la tige des composées. Paris 1884 oct. 258 ff. und die vorläufige Mittheilung im Bull. soc. Bot. 1884 p. 108; Remarques sur la situation de l'appareil sévréteur des Composées.

53) R. Triebel, Ueber Oelbehälter in Wurzeln von *Compositen*. Nova acta Leop. Carol. Deutsch. Acad. Naturf. Bd. 50. No. 1. Halle 1885.

Ausser den eben Genannten behandeln die Sekretbehälter der *Compositen*: Sachs, Bot. Ztg. 1859. S. 188 u. N. J. C. Müller, Pringsh. Jahrb. V. S. 387.

54) Rev. génér. de botan. 1889 tom. I. p. 532—533.

stärkeren, pentarchen und hexarchen, Wurzeln beobachtete ich ausnahmslos mehrschichtiges Pericambium auf dem Radius der primären Xylemplatten. Gewöhnlich erreichen dieselben nicht das Centrum des Centralcylinders. Es bleibt ein mehr oder minder beträchtliches markartiges Gewebe erhalten.

Die Phloemgruppen zeigen nur dünnwandige, sehr englumige Elemente.

Die sekundären Veränderungen machen sich am auffälligsten durch die Bildung eines Oberflächenperiderms bemerkbar und zwar geht das Phellogen aus der unter der Exodermis gelegenen, mithin aus der dritt äussersten Zellschicht hervor; es bildet nur in centrifugaler Richtung dünnwandige Korkzellen.

Choriphelloid und Phelloderm werden nicht entwickelt; Pericambialkorkbildung kommt nicht vor. Es erinnert diese Peridermbildung lebhaft an die für *Tradescantia crassifolia* beschriebene.

Das sekundäre Wachsthum im Centralcylinder beschränkt sich gewöhnlich darauf, dass sich an die primären Xylemplatten einige weite Gefässe und in deren Umgebung starkwandige Libriformzellen anschliessen.

Diese stossen gewöhnlich nach Art von Parenchymzellen mit horizontalen Querwänden aneinander. In der Form entsprechen ihnen auch die dünnwandigen Parenchymzellen des Markkörpers. Auch die Querwände der Gefässglieder sind horinzentral gerichtet, sie werden mit einfacher Oeffnung perforirt.

Das unterste, sehr dünne Knollenende zeigt normalen Wurzelbau, unterscheidet sich aber von der Nebenwurzel dadurch, dass es polyarch angelegt ist und von Anfang an ein mächtig entwickeltes markartiges Gewebe aufweist. Die radiale Reihung des Rindenparenchyms, die regelmässige Anordnung der vierseitigen Intercellularen, die reichlich Wurzelhaare bildenden Epidermiszellen, die grossen Zellen der Exodermis, das darunterliegende Oberflächenperiderm und die mit zahlreichen Oelgängen ausgestattete Endodermis stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den entsprechenden Gebilden der Nebenwurzeln überein.

Höchstens kann als gradueller Unterschied auf die Beschaffenheit der Exodermis hingewiesen werden. Die auf Grund der Phloroglucinreaktion sich als verholzt ergebenden sekundären Wandschichten sind namentlich an der papillös sich nach aussen wölbenden Aussenseite und längs den radialgerichteten Wänden stark verdickt. Die Mittellamellen der Exodermis sind verkorkt.

Das den Centralcylinder abschliessende Pericambium ist in der Knolle meist einschichtig; nur selten sind die primären Xylemplatten durch mehr als eine Zelle von der Endodermis getrennt. Die Xylemplatten bestehen gewöhnlich nur aus einer Radialreihe von Gefässen. Das innerste derselben zeigt auf dem Querschnitt kaum ein grösseres Volumen, als die ihm benachbarten Parenchymzellen. Fügt man noch hinzu, dass die Phloemgruppen zwischen je zwei Xylemplatten als kleinzelliges Gewebe nach innen bogig begrenzt, nach aussen durch das Pericambium scharf abgeschnitten erscheint,

so lässt sich meist nicht verkennen, dass das Wurzelende der *Dahlia*-Knollen fast denselben Bau zeigt, welcher bei typisch gebauten, kräftigen Monocotylenwurzeln normal erscheint. Diese Aehnlichkeit wird noch erhöht durch das Oberflächenperiderm, denn auch den Monocotylenwurzeln kommt ein solches, im Allgemeinen kein Pericambialkork, zu. Der Charakter der Dicotylenwurzeln tritt aber sofort in Erscheinung, wenn im Centralcylinder das sekundäre Dickenwachsthum beginnt. Es bildet sich dann in der Mitte zwischen je zwei Xylemplatten, mitten hinter jeder primären Phloemgruppe ein weitlumiges Sekundärgefäss und an dieses anschliessend nach rechts und links, theils hinter demselben herumgehend, starkwandiges Libriform, welches entweder bis an die Primärgruppe heranreicht, oder von dieser durch eine Schicht dünnwandigen Parenchyms getrennt bleibt.

Die Sekundärgefässe und die Libriformmassen flankiren somit die primären Xylemplatten. Es muss aber beachtet werden, dass diese sekundäre Aenderung nicht auf die Bildung eines innerhalb der Phloemgruppen zur Entwicklung kommenden Cambiums zurückgeführt werden kann.

Es liegt also dieselbe Bildung vor, wie sie für *Aconitum* von mir beschrieben worden ist und welche van Tieghem zu der Bezeichnung „Metaxylem" führte. Die Metaxylembildung beginnt auf dem Querschnitt gewöhnlich einseitig und schreitet dann von Gruppe zu Gruppe fort, bis endlich durch die Libriformmassen eine Art innerer Festigungsring geschaffen ist, innerhalb dessen nur dünnwandiges, markartiges Gewebe erhalten bleibt. Allmählich schreitet die Bildung des Libriform rechts und links an der primären Xylemplatte in centrifugaler Richtung vorwärts und nun beginnt auch die Bildung und die Thätigkeit eines innerhalb der Phloemgruppen sich bogig hinziehenden Cambiums, welches in der bekannten Weise das weitere sekundäre Dickenwachsthum bewirkt.

Es ist aber hervorzuheben, dass dasselbe streckenweise zum Theil scharf abgesetzt, seine Libriform bildende Thätigkeit aufgiebt und an Stelle einer Reihe von Libriformzellen plötzlich eine Reihe dünnwandiger Parenchymzellen entstehen lässt.

Auf diese Weise werden die Sekundärbündel, in welchen sich übrigens auch regellos hin und wieder eine Gruppe von Gefässen entwickelt, durch Parenchymmassen zerklüftet, bis endlich das Cambium auf dem ganzen Umkreise nach innen ausschliesslich Parenchym erzeugt. Sehr auffällig ist dabei, dass eine Vermehrung des Phloems durch sekundäres Wachsthum nur in ganz geringem Masse stattfindet. Das primäre Phloem wird häufig zerdrückt und die obliterirte Masse nimmt den Charakter des Wigand'schen Hornbastes an.

Nähert man sich nun dem basalen Theil der Knolle, so stösst man bisweilen auf Bilder von überraschender Regelmässigkeit. Das inhaltsleere markartige Gewebe wird begrenzt durch die innersten Gefässe der aus einer Radialreihe von solchen bestehenden, primären Xylemplatten und dem zwischen ihnen liegenden Libriform. Nach aussen setzt sich jede Xylem-

platte in Form eines parenchymatischen Strahles fort, während zwischen diesen Strahlen die keilförmigen Sekundärbündel, aus Libriform und grossen, zerstreutliegenden Gefässen bestehend, sich einschalten. Dicht hinter dem Cambium sieht man neben einzelnen Gefässen wiederum Parenchymmassen an Stelle des Libriforms entwickelt.

Die Endodermis, welche wegen der Sekretcanäle fast durchweg doppelreihig, namentlich oberhalb der Sekundärbündel, erscheint, umgiebt den Centralcylinder mit buchtigem Verlauf; die einspringenden Buchten liegen über den primären Xylemplatten.

Tritt man nun in die mittlere Region der Knolle über, so erkennt man, dass das Parenchym in der Nähe der primären Xylemplatten in tangentialer Richtung gedehnt wird, so dass es stellenweise zerreisst, oder durch Einschalten neuer Wände sich nach Art eines Wundparenchyms ergänzt.

Diese Erscheinung hat, wie es mir scheint, ihre Ursache darin, dass das Mark sich zu vergrössern bestrebt ist. In demselben fand ich wiederholt in allen Regionen lebhafte Längstheilungen.

Der Effekt dieser Theilungen zeigt sich übrigens auch schon makroskopisch, indem das markartige Gewebe um das drei- bis vielfache seines ursprünglichen Durchmessers zunimmt. Ich fand dasselbe bei älteren Knollen bis fünf und mehr Millimeter Durchmesser haltend. Eine Zerreissung des markartigen Gewebes scheint nicht vorzukommen.

Die primären Xylemplatten obliteriren hierbei gewöhnlich. Sind sie durch Libriform mit einem der Sekundärbündel in Verbindung gesetzt, so bleiben sie demselben seitlich angelagert, während vielleicht das Nachbarbündel weit von ihm abrückt.

Verbindet Libriform eine primäre Platte mit zwei benachbarten Sekundärbündeln, so bleiben letztere zwillingsartig verbunden, divergiren aber nach aussen durch eingeschaltetes Sekundärparenchym.

Durch das anhaltende sekundäre Wachsthum wird nun einestheils das Parenchym zwischen den Sekundärbündeln dauernd vermehrt, anderntheils verliert sich in der schon oben angedeuteten Weise die Bildung des Libriforms und nur hin und wieder erzeugt das Cambium vereinzelte oder gruppenweise, namentlich in radialer Richtung sich aneinanderschliessende weite Gefässe, so dass die Hauptmasse der Knolle als sekundäres Holzparenchym gedeutet werden muss, obwohl nicht vergessen werden darf, dass auch das markartige Gewebe und das zwischen den Sekundärbündeln liegende, markstrahlartige Parenchym an der Knollenbildung Antheil hat.

Auf Radialschnitten zeigt das Sekundärparenchym eine ausserordentlich regelmässige Anordnung seiner rechteckigen Zellen. Dieselben gruppiren sich zu demselben etagenartigen Aufbau, welchen von Höhnel[55]) zum Gegenstand

---

[55]) Ueber stockwerkartig aufgebaute Holzkörper. Ein Beitrag zur Holzanatomie (S. Ak. Wien LXXXIX. 1884. 1. Abth. S. 30—47).

einer besonderen Arbeit über exotische, vorwiegend aus Parenchym sich aufbauende Hölzer gemacht hat.

Uebrigens mag noch darauf hingewiesen werden, dass im mittleren Theile der Knolle gewöhnlich gar kein, oder verschwindend wenig Libriform zur Entwicklung kommt. Man sieht um die obliterirten Primärbündel gestreckte Parenchymzellen, ebensolche in der Umgebung der mit ihnen alternirenden Gefässgruppen, welche letztere bisweilen von wenigen Libriformfassern begleitet werden. Dass der Uebergang sich allmählich vollzieht braucht kaum betont zu werden.

Während das Cambium in der angegebenen Weise vorwiegend in centripetaler Richtung thätig ist, producirt es nach aussen nur äusserst wenig sekundäres Gewebe, in welchem nur an wenigen Stellen, besonders auf gleichem Radius mit den Gruppen der Sekundärgefässe durch nachträgliche Längstheilungen Gruppen von Siebröhren und Geleitzellen erzeugt werden.

Gleichzeitig mit dem Sekundärwachsthum durch das Cambium vollziehen sich sehr unregelmässige tangential und radial schiefgerichtete Theilungen im Pericambium, da sich aber die Region dieser Theilungen durch das Phloem hindurch bis in die Gegend des Cambiums erstreckt, so lässt sich nicht mehr entscheiden, ob dem Pericambialgewebe oder dem aus der Cambiumthätigkeit stammenden Sekundärparenchym ein vorwiegender Antheil am Aufbau dieser Zone zufällt. — Derartige mit dem sekundären Dickenwachsthum in Verbindung stehende, unregelmässige Theilungen im Pericambium und der Endodermis, welche zur Bildung eines mehr oder minder mächtigen Sekundärparenchyms führen, sind für die Knollen bisher nicht angegeben worden: dagegen findet sich nach L. Olivier dieselbe Erscheinung im Normalzustand älterer Wurzeln von *Vicia faba*[56]. Olivier verweist auf die Erscheinung nur in der Figurenerklärung. Es gehört hierher auch die von mir oben erwähnte Wachsthumserscheinung im Pericambium der Knollen von *Oxalis lasiandra*. Während das Dickenwachsthum der Knolle andauert, bleibt die Endodermis erhalten, sie muss dabei naturgemäss an Umfang beträchtlich zunehmen und vermehrt die Zahl ihrer Zellen, was durch Einschalten radialer Wände geschieht. Die Sekretcanäle, welche mit ihr in Verbinduug stehen, scheinen dabei durchweg zu obliteriren.

Da nun auch die ausserhalb der Endodermis gelegene primäre Rinde nebst dem Oberflächenperiderm trotz der beträchtlichen Dickenzunahme der Knolle nicht abstirbt, vollzieht sich hier ein ähnlicher Wachsthumsprozess wie bei *Aconit. Napell.* Die Rindenzellen erfahren wie die der Endodermis wiederholte Radialtheilungen, so dass aus einer Mutterzelle vier, fünf bis sieben tangential nebeneinander liegende Tochterzellen entstehen. Der ursprüngliche Umriss der Mutterzelle bleibt gewöhnlich dadurch noch besonders deutlich, dass rechts und links neben ihr die früher erwähnten drei und

[56]) Vergl. Bull. de soc. bot. de France 1882, tom. 29. p. 105. pl. II.

vierseitigen Intercellularräume erhalten bleiben; denselben Vorgang beobachtete ich in schwächeren Masse bei *Aconit. Napell.* (vergl. S. 45).

Da im Periderm ein derartiges Nachgeben durch Einschalten von Radialwänden nicht denkbar ist, so tritt eine Bildung von zahlreichen Längsrissen ein. Dieselben trennen zunächst natürlich die Epidermis- und Exodermiszellen von ihren seitlichen Nachbarzellen und greifen dann in das Phellem ein. Sie scheinen mit grosser Vorliebe sich längs der Mittellamellen zu bilden.

Wo das Phellogen verletzt wird, bildet sich im Rindengewebe in tieferer Schicht ein neuer Phellogenbogen, ausserhalb dessen das Rindengewebe unter starker Bräunung abstirbt. Es sind noch zwei Punkte besonders zu erwähnen. Erstens tritt in der Rinde etwa halbwegs zwischen Endodermis und Phellogen häufig Sklerose einzelner Zellen ein, welche aus der Radialtheilung ursprünglicher Rindenzellen hervorgegangen sind.

Stellenweise bilden sich Gruppen solcher Sklerenchymzellen aus, dieselben behalten ihren parenchymatischen Charakter. Ihre Wand ist deutlich geschichtet und von zahlreichen feineren, rundlichen Porencanälen durchsetzt. Das Vorkommen dieser Sklerenchymzellen ist bereits von Sachs[57]) erwähnt.

Die zweite auffällige Erscheinung betrifft die Sekretcanäle. Ich habe schon erwähnt, dass die aus der primären Gewebesonderung stammenden, mit der Endodermis in Verbindung stehenden Canäle durch das Dickenwachsthum obliteriren. Die Knolle schafft sich nun einen doppelten Ersatz für dieselben, indem zunächst gelegentlich der nachträglichen Theilungen im Markkörper, in diesem neue Sekretcanäle in grosser Zahl gebildet werden. Es werden einzelne Markzellen durch Längswände so getheilt, als ob sich eine Phloeminsel konstituiren wollte. Durch Auseinanderweichen der drei oder vier centralgelegenen Zellen dieser Gruppen entsteht aber schizogen ein kurzer Oelcanal, in welchem man deutlich die Oelmasse sieht.

Die secernirenden Zellen sind plasmareich und führen zahlreiche Körnchen.

Das Vorkommen dieser markständigen Sekretcanäle ist nicht besonders überraschend und auch schon von N. J. C. Müller l. c. für *Inula Helenium* und *Artemisia* beschrieben worden, obwohl zu beachten ist, dass sie bei *Dahlia* im Mark der Normalwurzel und des Knollenendes nicht vorhanden sind. Viel interessanter ist die Thatsache, dass Sekretcanäle von durchaus derselben Ausbildung auch in dem aus der Cambialtheilung resultirenden Sekundärparenchym entstehen und zwar in allen Regionen desselben. Ich fand dieselben auch ganz dicht innerhalb des Cambiums (in der dritten bis vierten Schicht).

Da nun das Sekundärparenchym, soweit es aus dem Cambium entstanden ist, einem Holzparenchym gleichwerthig ist, so liegt hier der beachtenswerthe Fall vor, dass in der *Dahlia*knolle xylemständige Sekretcanäle entwickelt werden, während solche, soweit bekannt, im Holze der *Compositen* niemals vorkommen.

---

[57]) Vergl. Sachs, Lehrbuch S. 30 dritte Aufl.

Xylemständige Sekretcanäle sind bekanntlich nur bei den *Coniferen*, *Dipterocarpaceen*, *Simarubaceen* und den als Gruppe der *Liquidambareen* bezeichneten *Saxifragaceen* vorhanden[58]).

Bei den *Coniferen* beschränken sie sich nicht nur, wie bei den übrigen Familien, auf das Primärholz, sondern sind auch gewöhnlich reichlich im Sekundärholz entwickelt.

Bezüglich des Inhalts des Parenchyms der Knolle bedarf es kaum der Erwähnung, dass dieselbe keine Stärke speichert, sondern dieses Kohlenhydrat durch reichlichen Gehalt des Zellsaftes an Inulin ersetzt, welches sich bei Alcohol und Glycerin-Material im Umkreise der Gefässe in mächtigen Sphäriten abscheidet[59]).

Endlich mag noch auf die deutliche Spiralstreifung der Parenchymzellwände hingewiesen werden, welche auf Längsschnitten deutlich hervortritt.

Der Uebergang der Knolle in den Knollenträger vollzieht sich allmählich in der Weise, dass das aus dem Cambium hervorgegangene, dem Holzparenchym analoge Gewebe an Masse abnimmt. Zugleich markirt sich aber die Grenze des markartigen Gewebes dadurch deutlich, dass die primären Gefässplatten durch reichliches Libriform mit dem zwischen ihnen liegenden, mit ihnen alternirenden Gefässgruppen in Verbindung gesetzt werden. Es schliesst sich also das markartige Gewebe durch einen verholzten Libriformring nach aussen ab.

Von diesem Libriformring erheben sich strahlig Libriformzellenzüge, die gewöhnlich so geordnet sind, dass sie paarweise rechts und links von einer der primären Xylemplatten schmal keilförmig dem Cambium zustreben ohne dasselbe zu erreichen, zwischen sich markstrahlartiges Parenchym einschliessend. Ein breiterer Libriformstreifen erstreckt sich in der Mitte zwischen zwei Xylemplatten nach dem Cambium. In ihm liegen die radial gerichteten weiten Gefässe der eingeschalteten Sekundärbündel.

Im Allgemeinen stellt sich demnach derselbe Bau ein wie im Knollenende. Die Uebereinstimmung wird um so grösser, weil oberhalb der Knolle sowohl die markständigen, als auch die xylemständigen Sekretcanäle spurlos verschwinden. Die Sklerenchymzellen der Rinde konnte ich dagegen weit aufwärts verfolgen.

Was die oben citirten Angaben von Seignette betrifft, so sind dieselben nur wenig ausführlich. Für das Knollenende giebt er an, dass es vollständig normalen Wurzeltypus mit sekundärem Dickenwachsthum zeigt.

Die Rinde wird nicht abgeworfen, sondern sie bleibt dauernd erhalten,

---

58) Vergl. van Tieghem, Bull. de soc. bot. de france 2 sec. tom. 6. 1884 p. 247 ff.

59) Ueber die verschiedene Zusammensetzung der in *Dahlia*-Knollen sich ausscheidenden Sphäriten vgl. Leitgeb: Mitth. bot. Inst. Graz 1888. Heft II. S. 257—360.

Ueber den Gehalt der *Dahlia*knollen an Asparagin und Tyrosin vergl. Leitgeb, ibidem S. 214—235.

weil sich die Wurzel durch die Verholzung ihrer äussersten Schichten schützt. „Un liège proprement dit" sei nicht vorhanden.

Diese Angabe entspricht nicht ganz den Thatsachen, denn es findet eine wirkliche Oberflächenperidermbildung statt. Dass neben der Verkorkung auch Verholzung stattfindet, kann nach den Untersuchungen von v. Höhnel kein Einwand gegen die Peridermnatur sein. Bezüglich der Knollenbildung giebt Seignette an, dass dieselbe gleichzeitig auf der Entwickelung sekundärer Gewebemassen, auf der Zunahme des Markes und der Rinde beruht. Sekundäres Holz sei nur sehr wenig rechts und links von den primären Xylemplatten vorhanden. Ueber den Modus des Zuwachses, über das Verhalten der Sekretcanäle und die weiteren, von mir behandelten Erscheinungen finde ich bei Seignette keinerlei Hinweise.

Cirsium canum.

Die Seiten und Nebenwurzeln obiger Pflanze zeigen den normalen Bau triarcher und tetrarcher Wurzeln.

Der aus verhältnissmässig kleinen Zellen bestehenden Epidermis schliesst sich lückenlos eine, auf dem Querschnitt aus gewöhnlich sechseckig erscheinenden Zellen bestehende Exodermis an. Die Radialwände derselben zeigen deutlich die Caspary'schen Punkte. Concentrirter Schwefelsäure gegenüber erweisen sich sowohl die Zellenwände der Epidermis, wie die der Exodermis resistent.

An die Exodermis schliessen sich je nach der Stärke der betreffenden Wurzeln ca. zehn bis zwanzig Schichten eines dünnwandigen ausserordentlich zierlich, regelmässig radialgereihten Rindenparenchyms an.

Die Zellen der an die Exodermis anstossenden Schicht alterniren gewöhnlich mit den Zellen dieser, oder es liegen je drei Exodermiszellen einer Zelle der folgenden Schicht auf. Von da an liegt jede nächst innere Zelle auf dem Radius der äusseren, bis von einer bestimmten Schicht an, bald von der vierten, fünften oder sechstäusseren, je zwei Radialreihen sich bis zur Endodermis als einfache Radialreihe fortsetzen. Die Zellen je einer Radialreihe nehmen natürlich von aussen nach innen an tangentialer Breite ab. Die Zellen der Endodermis, welche die innersten Elemente der Radialreihen bilden, sind die kleinsten. Zwischen den Zellen der Radialreihen treten in Folge des Abrundungsbestrebens der einzelnen Zellen die bekannten vierseitigen Intercellularen auf. Sie fehlen zwischen der Exodermis und der nächstinneren Schicht. Wie es durch die Triebel'sche Arbeit (l. c.) für viele *Compositen* constatirt worden ist, functioniren die vierseitigen Intercellularen zwischen der Endodermis und der nächstäusseren Schicht als Sekretcanäle. Die Radialwände der Endodermiszellen zeigen die Caspary'schen Punkte und sind resistent gegen Schwefelsäure.

In vielen Wurzeln treten durch Zerreissen und Collabiren der Zellen der Mittelrinde radiale Spalten auf, so dass ähnlich wie bei *Oenanthe* die im Zusammenhang bleibenden Radialreihen wie die Speichen eines Rades

angeordnet sind. Die Spaltrisse dringen nach aussen gewöhnlich bis zu der Stelle vor, wo die Doppelreihen in die einfachen Radialreihen übergehen.

Der Centralcylinder zeigt ein einschichtiges Pericambium aus dünnwandigen Zellen, welche mit denen der Endodermis alterniren.

Nur ausnahmsweise fand ich das Pericambium zwei- und selbst dreischichtig. Die Gefässgruppen dringen mehr oder weniger tief gegen das markartige Gewebe vor. Gewöhnlich bleibt aber der innere Theil desselben markartig erhalten.

Mit den Gefässgruppen alterniren die aus engen Elementen bestehenden Phloembündel.

Im Knollenende findet sich derselbe Bau wieder, nur ist der Centralcylinder dadurch ausgezeichnet, dass die Gefässe von mässig dickwandigen, libriformartigen Gewebemassen umgeben sind. Der Holzkörper nimmt mit seinen weiten Gefässen hier den ganzen Centraltheil ein. Innerhalb der Phloemgruppen hat sich ein deutliches Cambium entwickelt, welchem jedoch nur wenige sekundäre Elemente entstammen.

Wesentlich anders gestaltet sich der Bau der Knolle, welche allmählich spindelförmig und nicht besonders stark an Dicke zunimmt.

Die Aussenrinde und die Mittelrinde sind gewöhnlich soweit zu einer formlosen Masse zerdrückt, als die Zerklüftung der Rinde durch die radialen Risse reichen.

Der erhalten gebliebene Rindentheil, bis zum Pericambium hin, kann als Innenrinde bezeichnet werden. Die Zellen derselben gehen nun fast ausschliesslich radiale Theilungen ein und zwar um so reichlicher, je näher sie der Endodermis liegen. Man findet daher Rindenzellen, aus welchen durch successive Theilungen zwei, vier, fünf, sechs, acht, zehn und zwölf, unter Umständen wohl auch noch mehr Tochterzellen hervorgegangen sind. In solchen Fällen ist es dann nicht selten, dass einzelne der Tochterzellen durch eine tangentialgerichtete Wand getheilt sind.

Hin und wieder stellt sich auch eine schief gerichtete, von einer Tangential- zu einer Radialwand führende Theilung ein. Die Zusammengehörigkeit der Gruppen bleibt dadurch deutlich, dass sich bei den sekundären Theilungen niemals Intercellularen einstellen, während die ursprünglich vorhandenen dauernd erhalten bleiben. Am unregelmässigsten scheint die Einschaltung von Radialwänden in der Endodermis und der ihr aussen anliegenden Zellschicht vor sich zu gehen. Durch diese Theilungen werden die angelegten Sekretcanäle natürlich in tangentialer Richtung von einander entfernt und nehmen an Weite beträchtlich zu. In den secernirenden Zellen fand ich wiederholt eine Theilung parallel zu der den Sekretcanal begrenzenden Wand. Die lang andauernde Regeneration der Rinde durch Radialtheilungen macht es verständlich, dass die Wurzel von *Cirsium* jegliche Peridermbildung entbehren kann. Bei *Cirsium* ist also die bei *Aconitum* beschränkt auftretende und bei *Dahlia* bereits auffällig gewordene Erscheinung aufs höchste entwickelt.

Der Centralcylinder der Knolle zeigt im Centrum denselben Bau, wie das Knollenende, jedoch sind die primären Xylemplatten gewöhnlich nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen, weil sich durch das eintretende zunächst in normaler Weise erfolgende Dickenwachsthum die Sekundärgefässe und die sich an diese anschliessenden Libriformfasern völlig mit den primären Platten vereinigen. Die Sekundärgefässe zeichnen sich durch die grosse Weite aus, die Durchbrechung ihrer Glieder ist bei der Mehrzahl ringförmig, doch fand ich auch bisweilen leiterförmige Perforation. In stärker entwickelten Knollen weichen bisweilen die Sekundärbündel auseinander und es bildet sich zwischen den Xylemmassen Parenchym, welches durch seine, in Richtung des Auseinanderweichens, gestreckten dünnwandigen Zellen beachtenswerth ist.

Es entspricht diese Ausbildung der gleichen Erscheinung bei den Knollen von *Dahlia, Aconitum* und *Thladiantha.*

Die primären Xylemgruppen sitzen dann einer der Sekundärgruppen seitlich an.

Hat nun das Cambium eine Zeit lang in der normalen Weise Xylem nach innen abgeschieden, so ändert es, wie bei *Dahlia* insofern seine Funktion, als es nur noch dünnwandiges Parenchym abscheidet, in welchem zunächst noch einige radialverlängerte Gruppen von Gefässen entstehen, während später gewöhnlich nur noch isolirte Gefässe oder Gruppen aus zwei oder drei solchen sich ausbilden. Das Cambium selbst tritt an erwachsenen Knollen verhältnissmässig wenig scharf hervor; es markirt sich die Gruppe desselben besonders augenfällig durch die sekundären Phloemgruppen. Die primären Phloemgruppen werden gewöhnlich durch Collabiren unkenntlich; es treten aber dafür in ihrer Nachbarschaft unregelmässige Theilungen ein, welche auch in den Zellen des Pericambiums sichtbar sind. Es wird deshalb die Grenze zwischen Pericambium und aus dem Cambium hervorgegangenen Sekundärparenchym gerade wie bei *Dahlia* undeutlich. Im Gegensatz zu *Dahlia* konnte ich in dem Knollenparenchym keine Sekretcanale auffinden.

Paeonia officinalis.

Die kräftigeren Wurzeln von *Paeonia officinalis* und ihre Nebenwurzeln pflegen im Laufe der Vegetationsperiode zu fast handlangen mehr oder minder kräftigen, spindelförmigen Knollen anzuschwellen. Ein eigentlicher Knollenträger fehlt ganz; das obere Knollenende verjüngt sich allmählich gegen die Insertionsstelle der Knolle.

In ähnlicher Weise geht die spindelförmige Knolle scheitelwärts allmählich in das fadenförmige Knollenende über. Aus diesem und auch hin und wieder aus dem Knollentheil selbst entspringen fadenförmige Nebenwurzeln, welche in ihren Verzweigungen höherer Ordnung dem System der Saug wurzeln angehören.

Was den anatomischen Bau anbetrifft, so kann für alle Theile der Wurzeln behauptet werden, dass sie dem diarchen oder triarchen Typus folgen. Die Unterschiede liegen in dem mehr oder weniger geförderten

Dickenwachsthum und den damit zusammenhängenden Modificationen der Ausbildung der einzelnen Gewebe.

Untersucht man fadenförmige Nebenwurzeln auf Querschnitten, so zeigt sich unter der, aus weitlumigen, nach aussen nur sehr schwach verdickten Zellen bestehenden Oberhaut, ein etwa fünfschichtiges, äusserst inhaltsarmes Rindenparenchym. Die äusserste Schicht desselben, die Exodermis, schliesst sich lückenlos an die Epidermis an und ist wie diese resistent gegen concentrirte Schwefelsäure.

Auch zwischen den Elementen der folgenden Schichten kommen nur spärlich Intercellularen vor, jedoch werden die Elemente derselben durch concentrirte Schwefelsäure mit Leichtigkeit zerstört.

Die die Rinde abschliessende Endodermis besteht aus unverdickten Zellen, deren Radialwände ausserordentlich deutlich die Caspary'schen Punkte hervortreten lassen. Gegen concentrirte Schwefelsäure verhält sich die Endodermis resistent. Der relativ kleine Centralcylinder lässt unter dem einschichtigen Pericambium zwei diametral einander gegenüberstehende Xylemplatten und rechts und links von diesen (mit ihnen gekreuzt) zwei Phloemgruppen deutlich erkennen. Jede Xylemplatte pflegt aus einer Reihe von vier bis fünf Gefässen zu bestehen, welche sich in bekannter Weise als Spiralfaser-, Leiter- und Tüpfelgefässe einander folgen. Zwischen den beiden Xylemplatten bleiben eine bis drei Grundgewebsparenchymzellen erhalten.

Wesentlich den gleichen Bau zeigen kräftigere Nebenwurzeln. Ich fand an solchen acht bis neun Rindenschichten und hin und wieder einen triarchen Centralcylinder, in welchem nicht nur die Xylemplatten eine kräftige Entwickelung unter Vermehrung der Gefässe erfuhren, sondern auch mehrfach das sonst einschichtige Pericambium zweischichtig, stellenweise sogar dreischichtig angetroffen wurde. Immerhin blieb aber auch hier Grundgewebsparenchym theils zwischen den einzelnen Gefässen jeder Xylemplatte, theils zwischen den Platten selbst erhalten. Als typischer Fall muss jedenfalls der diarche Wurzelbau bei *Paeonia* gelten.

Tritt nun in den kräftigeren Wurzeln ein sekundäres Dickenwachsthum ein, so verknüpft sich dasselbe, wie ich schon wiederholt zu beschreiben Veranlassung hatte, mit der Bildung von reichlichem Pericambialkork, durch welchen frühzeitig die gesammte Rinde und die Endodermis abgeworfen wird.

Es ist aber auf eine Erscheinung ganz besonders Gewicht zu legen, weil dieselbe bisher nur bei *Oenanthe globulosa* von mir beobachtet worden ist. Es vollzieht sich nämlich die Bildung des Phellogens in der Weise, dass die Zellen der äussersten Pericambialschicht durch Tangentialtheilung in zwei Tochterzellen zerfallen, von welchen die äussere zur Phellogenzelle wird, welche übrigens, bevor sie zur Abscheidung der Korkzellen schreitet, in der Mehrzal der Fälle eine Radialtheilung erfährt. Natürlich kann jene auch erst später erfolgen.

Im Gegensatz hierzu bleibt die innere Tochterzelle der Phellogenmutterzelle gewöhnlich ungetheilt und verdickt in auffälliger Weise ihre tangen

tialen Wände, besonders die innere Tangentialwand. Wir haben hier den Fall, dass eine einfache Schicht von Phellodermzellen sich an das Phellogen anschliesst; stellenweise trifft man auf zwei Phellodermschichten.

Bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure zeigen sich sämmtliche Phellemschichten verkorkt; die dickwandigen Phellodermzellen werden von der Säure völlig zerstört.

Innerhalb des Pericambiums liegt ein mehrschichtiges Grundparenchym, dessen Zellen, abgesehen von ihrem plasmatischen Inhalte, ziemlich inhaltsarm sind. Stärkespeicherung konnte ich in ihnen nicht beobachten; eine grosse Zahl derselben ist aber ausgezeichnet durch den Gehalt an kräftigen, morgensternförmigen Krystalldrusen von oxalsaurem Kalk. Entsprechend der Zahl der Krystalldrusen treten zahlreiche Quertheilungen ein; diese Fächerung geschieht bei den tangentialgedehnten Zellen auch in radialer Richtung. Die ganze Masse dieses Parenchyms muss als Pericambialgewebe angesehen werden.

Am auffälligsten hat sich der leitende Theil des Centralcylinders durch das sekundäre Dickenwachsthum verändert. In den meisten Fällen gelingt es mit Leichtigkeit die primären Xylemplatten im Centrum der Wurzel als eine quergerichtete Gruppe von Gefässen zu erkennen, welche sich bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure durch eine ausserordentlich intensive Rothviolettfärbung hervorheben, auch dann, wenn zwischen den Erstlingsgefässen das früher erwähnte Grundparenchym erhalten geblieben ist. Zu beiden Seiten des Primärholzes entwickelt sich innerhalb der primären Phloemgruppen je ein keilförmiges Sekundärbündel, dessen Xylemtheil aus isolirten oder zu zwei, drei, vier und mehr, zu radialen Zügen vereinigten Gefässen und reichlichem dünnwandigen Holzparenchym besteht. Erst nachdem die Sekundärholzmassen eine gewisse Mächtigkeit erlangt haben, bilden sich in der Nähe einzelner leiterförmig perforirter Gefässe oder Gruppen solcher Libriformfasern mit stark verdickten, geschichteten Wänden.

Diese Libriformfasern erscheinen auf dem Querschnitt entweder isolirt, oder zu mehreren in Gruppen vereinigt. Die Sekundärgefässe und Libriformfasern sind stark verholzt.

Das die Xylemtheile nach aussen abschliessende Cambium setzt sich seitlich über die primären Xylemplatten hin fort, in deren Radius sich markstrahlartiges Grundparenchym mit den vorher erwähnten Krystalldrusen entwickelt. Das Phloem zeigt nichts besonders beachtenswerthes.

Die Wände der Siebröhrengruppen machen sich durch schwach collenchymatische Beschaffenheit leicht kenntlich.

Der Bau des unteren Knollenendes entspricht vollständig dem der Nebenwurzeln.

Die kleineren Abweichungen beziehen sich darauf, dass die primären Gefässgruppen häufig sehr reducirt sind. Ich fand mehrfach beispielsweise je drei bis sechs Gefässe im Centrum. Zwischen diesen beiden Gruppen lagen stärkerfüllte Grundparenchymzellen und dazwischen isolirte oder paarig

vereinte Gefässe von der Beschaffenheit, der in den Sekundärbündeln liegenden. Die Sekundärbündel sind entsprechend dem Umriss des Knollenendes fast halbkreisförmig.

Ihrem bogenförmigen Cambium liegt nur wenig Phloem an. Zwischen ihm und dem Pericambialkork liegt stärkereiches Parenchym, in welchem Krystalldrusen in unverhältnissmässig geringer Zahl vorkommen.

Nähert man sich jedoch dem Knollengrunde, so treten wiederum die Krystallschläuche fast dominirend hervor.

Ich nehme hier Gelegenheit noch auf eine Erscheinung hinzuweisen. Gewöhnlich sind, wie angeführt, die Sekundärbündel zu beiden Seiten der diarchen Gefässplatte fast halbkreisförmig, und zwischen beiden Halbkreisen bleibt in der Richtung der primären Platte markstrahlähnliches Parenchym. Es kommt aber vor, dass die Sekundärbündel sich gegenseitig so berühren, dass ein kreisförmiger Holzcylinder gebildet wird, dessen Hauptmasse radialgerichtetes, starkwandiges Libriform, unterbrochen von einzelnen Gefässen und Längsreihen oder unregelmässigen Gruppen von Holzparenchym darstellt.

Die centrale Partie besteht vorwiegend aus Parenchym, in welchem die primären Gruppen inselartig eingebettet sind. Diese Verschmelzung der Sekundärbündel macht verständlich, dass man in manchen Knollen später nur eine centrale Holzmasse auffindet, in welcher es nicht möglich ist mit voller Sicherheit die primären Xylemplatten aufzufinden. Dieselbe Schwierigkeit ergiebt sich auch in solchen Fällen, wo die Libriformfasern mehr zurücktreten und durch Parenchym ersetzt sind. Im Gegensatz zu den beschriebenen Fällen stehen nun solche, in welchen die Sekundärbündel auf dem Querschnitt nur als schmale Keile erscheinen, welche von viel breiteren Parenchymkeilen von einander getrennt sind.

Das die sekundären Gewebe erzeugende Cambium lässt sich als ununterbrochener Mantel erkennen, welcher nach aussen hin beträchtliche Phloemgruppen erzeugt, auch an den Stellen, wo gegen das Centrum hin fast ausschliesslich das obenerwähnte Parenchym erzeugt wird. Hin und wieder schliessen sich an die letztgenannten Phloemgruppen nach innen ein einzelnes Gefäss oder eine kleine Gruppe solcher an.

Man kann desshalb die Parenchymkeile innerhalb des Cambiums als Xylemparenchym deuten; zwingende Gründe liegen hierzu freilich nicht vor.

Die Krystalldrusen von Kalkoxalat sind in ihm so reichlich wie in dem Parenchym zwischen Phloem und Pericambialkork.

Die Längsschnitte durch das Knollenende zeigen Nichts besonderes. Die leiterförmige Perforation der Gefässglieder wurde schon für die Normalwurzeln erwähnt.

Schreitet man mit den Querschnitten allmählich gegen die Knolle vor, so können zwei Modificationen beim weiteren Sekundärwachsthum sich geltend machen.

Es können entweder die isolirten Gefässe und Gefässgruppen des parenchymatischen Gewebekeiles sich zu „intercalirten“ Sekundärbündeln ent-

wickeln, oder aber, und das ist der häufigere Fall, die Xylemkeile der beiden Sekundärbündel, rechts und links von der primären Xylemplatte, werden am Rande durch reichliche, sich einschaltende Radialreihen dünnwandigen Parenchyms zerklüftet, so dass entsprechend wie bei *Thladiantha dubia* das Sekundärholz fächerförmig in einzelne Xylemkeile aufgelöst wird.

Letzterer Process führt zu dem für die Knolle charakteristischen Bau.

In Bezug auf die Sekundärbündel treten in der stark entwickelten Knolle keine wesentlichen Veränderungen mehr auf, solche beschränken sich auf die massige Entwickelung des Parenchyms. Zunächst verdient dabei hervorgehoben zu werden, dass die im Centrum der Wurzel liegenden Primärgefässe und auch die in der Nähe des Centrums gelegenen Gefässe der Sekundärbündel so reichlich von Parenchym umgeben sind, dass die Gefässe in regelloser Gruppirung und meist isolirt in diesem angetroffen werden. Es scheint dabei, dass das Parenchym theilweise zwischen den benachbarten Gefässen einem Zuge vorwiegend in tangentialer Richtung unterworfen ist, wofür wenigstens die Parallelstreckung zwischen gewissen Parenchymgruppen spricht*).

Um die centrale Gewebegruppe findet sich mehr oder minder reichlich Parenchym, in welchen sporadisch einzelne Gefässe, seltener Gruppen von zwei, drei bis vier solchen eingestreut sind. Dann erst kommt man in eine Region, in welcher man zahlreiche (je nach der willkürlichen Abgrenzung 25—30) Gefässgruppen antrifft. Auch in diesen liegt Parenchym, dessen Zellen jedoch unverhältnissmässig klein und anscheinend plasmareicher sind.

Das Parenchym, welches in tangentialer Richtung die im Knolleninnern liegenden Gefässgruppen vereinigt, zeigt ebenfalls mehr oder weniger ausgesprochene Tangentialstreckung.

Bis zum Cambiumringe hin sind alle weiteren Elemente deutlich radial gereiht; es gilt dies namentlich von den Sektoren, welche ausschliesslich aus Parenchym bestehen.

Mit ihnen wechseln gefässführende, sehr schmale Sektoren ab, welche mit den vorerwähnten Gefässgruppen auf gleichem Radius liegen. Die ganze Anordnung entspricht der schon oben erwähnten Zerklüftung der ursprünglich vorhandenen zwei, bezüglich bei triarch gebauten Wurzeln, der drei Sekundärbündel, durch die eingeschalteten Parenchymmassen.

Ausserhalb des Cambiumringes liegen wiederum beträchtlich entwickelte Phloemgruppen, deren je eine mit einem der besprochenen sekundären Xylemkeile auf gleichem Radius liegt, mit ihm ein kollaterales Partiärbündel ausmachend; häufig aber bleibt auch in der dicken Wurzel innerhalb der Phloemgruppen gefässloses Parenchym.

Ausserhalb der Phloemgruppen liegt nun noch eine beträchtliche Schicht Parenchym, dessen Zellen keinerlei Regel in Bezug auf die Anordnung er-

*) Betreffs der ähnlichen Verhältnisse von *Oxalis lasiandra* verweise auf meine frühere Darstellung.

kennen lassen. Sehr auffällig ist es aber, dass in diesem Parenchym isolirte und nesterartig vereinigte Steinzellen von beträchtlicher Grösse und mit dicken, von ausserordentlich zahlreichen, äusserst feinen Porencanälen durchzogenen Wänden vorkommen.

Das Vorkommen dieser Sklerenchymelemente bei *Paeonia* ist schon von De Bary[60]) angegeben worden. Ihre Verholzung ist mit Leichtigkeit nachzuweisen.

Den Abschluss nach aussen erlangt die Knolle durch den früher besprochenen Pericambialkork, welcher stellenweise von lenticellenartigen Wucherungen durchbrochen wird.

Bezüglich der Inhaltsstoffe bemerke ich, dass alle Parenchymmassen der Knolle, besonders die des peripherischen Theiles, reichlich die für die Normalwurzeln beschriebenen Oxalatdrusen führen. Die nicht krystallführenden Zellen sind mehr oder minder reich an sehr kleinen Stärkekörnern.

Beurtheilt man den Aufbau der Knolle nach dem Antheil, welchen die einzelnen Gewebemassen an ihm haben, so ist zu konstatiren; die Gesammtknolle ist ein Wurzelcentralcylinder, dessen Abschluss nach aussen Pericambialkork bildet.

Unter diesem liegt ein aus dem Pericambium hervorgegangenes Pseudorindengewebe mit Steinzellen. Hierauf folgt die Region der Phloemtheile, welche nach innen mit dem Cambium abschliesst. Die Gewebemasse vom Pericambialkork bis zum Cambium ist ca. 1 ½ Millimeter dick. Die Hauptmasse der Wurzel, deren Durchmesser ein Centimeter und mehr betragen kann, ist das aus dem Cambium centripetal gebildete Sekundärgewebe, welches sich in der angegebenen Weise vorwiegend aus Parenchym aufbaut. Bildet somit das Speichergewebe den grösseren Theil des Centralcylinders, so ist doch hervorzuheben, dass mit der äusserst geringen Ausbildung sekundären Xylems nicht zugleich eine geringe Ausbildung sekundären Phloems Hand in Hand geht; im Gegentheil ist das letztere in zahlreichen Gruppen entwickelt, um dem Ab- und Zuleitungsbedürfniss der plastischen Stoffe genügen zu können.

Ein markähnlicher Körper, wie bei anderen Knollen ist nicht vorhanden.

Schliesslich muss noch hervorgehoben werden, dass innerhalb der Knolle niemals Libriform von mir beobachtet wurde, während solches mehr oder weniger reichlich beim Dickenwachsthum der Normalwurzel, wie im Knollenende vorhanden ist. Oberhalb der Knolle verringert sich nicht nur der Wurzeldurchmesser, sondern es nimmt gleichzeitig die Pseudorinde (Sekundärrinde) relativ derartig zu, dass sie bald von gleicher Mächtigkeit, wie der centrale Holzkörper erscheint. Letzterer führt wieder reichlich Libriform und erinnert infolgedessen lebhaft an das untere Knollenende.

---

60) Vergl. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne S. 134.

Vergl. auch die Darstellung *Dahlia var.*

Die Zerklüftung des Sekundärholzes durch Parenchym bleibt zwar noch kenntlich, doch tritt die Zusammengehörigkeit der einzelnen Xylemkeile zu zwei, bezw. drei Sekundärbündeln (je nach dem diarchen oder triarchen Primärbau) wieder deutlich hervor.

Auch die Sklerenchymzellen verlieren sich in der Rinde allmählich, je weiter man sich von der Knolle entfernt.

Seignette (l. c. Rev. génér. de botan. 1889 p. 536) beschreibt den Bau der *Paeonia officinalis* kurz mit folgenden Worten: „Si l'on fait une coupe dans la partie brusquement renflée du Paeonia officinalis, on voit que les faisceaux primaires y sont plus rapprochés les uns desautres que dans l'Aconit, et que la plus grande partie du tubercule est produite par le grand développement des formations secondaires."

Dass diese Darstellung den Gegenstand nicht erschöpft, liegt auf der Hand.

Spiraea filipendula.

Aus dem kriechenden Rhizom dieser Pflanze entspringen zahlreiche fadenförmige Wurzeln, die sich meist in mehr oder weniger grosser Entfernung (ca. 5 bis 10 cm von der Ursprungsstelle) zu spindligen, zum Theil von Strecke zu Strecke ringförmig eingeschnürten Knollen verdicken, welche an den von mir untersuchten Exemplaren bis fünf Centimeter lang und sieben bis neun Millimeter dick, über welche hinaus sich die Wurzeln als lange äusserst dünne Fäden mit reichen, sehr feinen und verzweigten Nebenwürzelchen fortsetzen. Zuweilen folgen an derselben Wurzel mehrere knollige Anschwellungen aufeinander.

Auch kann eine Seitenwurzel nahe der knolligen Anschwellung der Mutterwurzel knollig verdickt sein. Die nicht knolligen Wurzeln, deren Bau zunächst erörtert werden soll, sind von sehr verschiedener Dicke und stimmen deshalb in der Gewebeausbildung nicht völlig überein.

Man kann drei verschiedene Formen unterscheiden, die nicht faserförmigen fleischigeren Nebenwurzeln und die faserförmigen. Letztere sind theils kräftigere, theils äusserst zarte.

Die Epidermis der nicht faserförmigen Normalwurzel besteht aus einer ziemlich kleinzelligen, sehr flachen Schicht. Das aus 16—18 Zellschichten bestehende Rindengewebe, welches aus rundlichen Zellen, mit sehr wenigen und kleinen Stärkekörnern, zusammengesetzt ist, wird nach aussen durch eine verkorkte Exodermis abgeschlossen.

Unregelmässige Intercellularen durchsetzen die Rinde.

Ein mehrschichtiges (etwa sechs bis neun Schichten) Pericambium, vom Phloem schwer unterscheidbar, umgiebt den Centralcylinder. Die ganze Masse in der Peripherie desselben, ausserhalb der Xylemgruppen, ist zartwandiges, sehr englumiges Gewebe.

Es sind etwa fünf bis acht Xylemgruppen vorhanden, welche sich von aussen nach innen zu gewöhnlich verbreitern.

Im Centrum endlich befindet sich ein stark entwickeltes, markartiges Gewebe mit einzelnen Drusen von Kalkoxalat.

Beim Schneiden löst sich der Centralcylinder leicht von der Endodermis ab. Ursache dieser leichten Abtrennung ist die Bildung des Pericambialkorks, dessen Elemente jedoch keinerlei Braunfärbung zeigen. In den im September v. J. untersuchten Wurzeln waren etwa vier bis fünf Schichten Pericambialkork entwickelt. Wäre diese Bildung des Pericambialkorkes nicht in Uebereinstimmung mit dem allgemeinen Vorkommniss desselben bei Dicotyledonen[61]), so könnte man versucht sein, die Querschnitte stärkerer Normalwurzeln für Rhizomquerschnitte zu halten. Vergleicht man jedoch damit den Bau der feineren und feinsten Faserwürzelchen, so wird der normale Wurzelbau mit Leichtigkeit erkannt.

Kräftigere Faserwurzeln lassen eine aus englumigen Zellen gebildete Epidermis (ohne jede Verdickung) erkennen. Diesen schliessen sich ca. sechs Schichten regelmässig radialgereihtes Rindenparenchym an. Die beiden äussersten Schichten desselben sind gelblichbraun gefärbt und verkorkt. Letzteres gilt besonders von der Exodermis. Auch die Wände der dritten Schicht zeigen eine gelbliche Tönung, während die inneren Rindenschichten sehr zartwandig sind; ihre Wände erscheinen fast hyalin.

Die Intercellularräume treten als vierseitig prismatische Hohlräume auf, wie man solche bei streng radialer Reihung gewöhnlich trifft. Zwischen Epidermis und Exodermis und den nächstfolgenden Rindenschichten finden sich keine Intercellularen. Alle Zellen der Rinde erscheinen völlig inhaltslos.

Die Endodermis hebt sich auf dem Querschnitt als ein Ring zartwandiger, englumiger Zellen sehr scharf ab. Ihre dunklen Radialwände sind verkorkt, ebenso sind die Tangentialwände längere Zeit widerstandsfähig gegen concentrirte Schwefelsäure.

Der Centralcylinder zeigt völlig normalen diarchen resp. triarchen Wurzelbau und zwar schliessen die drei nach dem Centrum zu breiter werdenden Xylemplatten so eng zusammen, dass keinerlei Markkörper übrig bleibt und der Querschnitt des Xylems ein gleichseitiges Dreieck darstellt, über dessen Seiten ausserordentlich zartes Phloemgewebe liegt.

Das Xylem besteht aus Gefässen mit Spiralfaserverdickung. Die englumigen Spiralfasern gehen durch seitliche Verschmelzung in netzige Verdickungsform über, wobei die Maschen des Netzes sehr eng spaltenförmig bleiben und einen Uebergang zu Gefässen mit treppenartig angeordneten Tüpfeln bilden.

Das Pericambium zieht sich als einfache Schicht zwischen Endodermis und Leitgewebe hin. Pericambialkork ist nicht gebildet. An älteren Normalwurzeln lässt der Gefässcylinder sekundäres Dickenwachsthum erkennen.

Die feinsten Faserwurzeln zeigen im Wesentlichen den gleichen Bau, nur

61) Vergl. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne S. 569.

pflegt die Rinde durch Verzerrungen unregelmässiger zu erscheinen, obwohl auch hier die radiale Reihung ihrer Elemente leicht nachweisbar ist.

Der Centralcylinder zeigt ellipsoidischen Umriss, entsprechend der diarchen Entwickelung seines Holzkörpers. Die Gefässplatte des Centralcylinders fand ich diametral durchsetzt als eine Reihe verhältnissmässig weiter Gefässe.

Das Centrum wird bisweilen von wenigen libriformartigen Elementen eingenommen; solche Elemente liegen auch bisweilen rechts und links neben den Gefässen.

Tritt schon sekundäres Dickenwachsthum bei älteren Normalwurzeln auf, ist dasselbe in allen Theilen der Knolle besonders auffällig entwickelt.

Der Knollenträger zeigt auf seinem Querschnitte innerhalb einer breiten Korkzone gewöhnlich fünf recht deutlich hervortretende collaterale Gefässbündel, welche durch breite Parenchymstrahlen von einander getrennt sind. Auch macht sich ein reich entwickeltes Mark mit Stärke erfüllten Parenchymzellen bemerkbar.

Eine genaue Besichtigung lehrt jedoch, dass diese fünf grösseren Bündel sekundärer Natur sind, denn zwischen ihnen liegen primäre Gefässgruppen, welche man freilich äusserst leicht übersehen kann. Diese bestehen nur aus zwei bis drei bald nebeneinander, bald radial hintereinander liegenden Gefässen, welche sich von den Markparenchymzellen wenig abheben.

Die Rinde des Knollenträgers erscheint als eine braune, abgestorbene Kruste, an welcher man nur mit Schwierigkeit einzelne Elemente unterscheidet. In vielen Fällen wird sie total exfoliirt. Innerhalb derselben bleibt aber die intensiv braungefärbte Endodermis am Centralcylinder haften und erweckt oft den Eindruck einer Epidermis.

Unterhalb der Endodermis hat das Pericambium eine mächtige Korkschicht entwickelt; dieselbe bildet sich aus einem Phellogen, dessen Bildungsstätte die äusserste, der Endodermis anliegenden, Pericambialschicht ist.

Durch fortgesetzte Tangentialtheilungen scheidet das Phellogen etwa zehn bis zwölf Zellschichten ab, doch ist natürlich an jüngeren Knollen resp. deren Träger die Zahl der neugebildeten Schichten entsprechend geringer.

Eine Phellodermbildung findet niemals statt. Der Korkmantel schliesst mithin gegen das folgende pericambiale Parenchym mit den Phellogenzellen ab. Von aussen nach innen betrachtet, zeigen die concentrischen Schichten des Korkes folgendes höchst charakteristische Verhalten.

Die unter der Endodermis liegende, bisweilen auch die nächst innere Zellschicht besteht aus weitlumigen auf dem Querschnitte fast quadratisch erscheinenden Zellen. Gegen die Endodermis bilden die Zellen der äussersten Korkschicht keine Intercellularen aus, dagegen sind in den Ecken der Zellen der ersten und zweiten Korkschicht deutliche viereckige Intercellularen sichtbar. Die folgende Zellschicht besteht aus tangential stark abgeplatteten Zellen, welche in der Mehrzahl der Fälle durch eine radial gerichtete Wand halbirt sind. Es kommt selbst vor, dass die eine der beiden Schwesterzellen, ja selbst dass beide nochmals durch eine Radialwand halbirt sind.

Es korrespondiren also mit einer Zelle der zweiten Korkschicht je eine, häufiger je zwei, bisweilen je drei oder je vier Zellen der dritten Korkschicht. Intercellularen zwischen den Zellen der zweiten und dritten Korkschicht kommen nicht vor. Die vierte Zellschicht entspricht in der Form und Anordnung gewöhnlich den Zellen der vorhergehenden, doch brauchen die Radialtheilungen in der vierten Schicht nicht immer mit denen der dritten zu korrespondiren.

Es geht daraus hervor, dass die Radialtheilungen nicht bereits in den Phellogenzellen stattfinden; es liegen vielmehr nachträgliche Theilungen in den vom Phellogen nach aussen abgeschiedenen Abkömmlingen vor.

In vielen Fällen setzt sich freilich die erste Mediantheilung bis in die Phellogenzelle fort. Die vierte und fünfte Korkzellschicht ist nun wieder wie die Grenze der ersten und zweiten durch viereckige Intercellularen ausgezeichnet, während solche zwischen der fünften und sechsten, sowie der sechsten und siebenten constant fehlen. An der Grenze zwischen der siebenten und achten sind dagegen wiederum Intercellularen vorhanden.

Will man sich von diesem complicirt erscheinenden Bau eine gesetzmässige Regel abstrahiren, so kann man den Satz aussprechen, dass je drei auf einanderfolgende Schichten sich einheitlich verhalten. Nach innen und aussen grenzt sich diese einheitliche Schicht von der nächsten, bezw. vorhergehenden Schichteneinheit durch die erwähnten Intercellularen ab.

Man erhält den Eindruck als sei jede Schichteneinheit hervorgegangen aus einer einfachen Zellschicht, in welcher jede Zelle durch zwei aufeinanderfolgende Tangentialtheilungen in eine tangentialgestreckte mittlere Tochterzelle und zwei derselben aussen und innen anliegende getheilt worden sei.

Diese Theilung ist aber nur scheinbar, denn die Entwicklungsgeschichte des Korkes zeigt, dass die drei aufeinanderfolgenden Zellen successive d. h. in normaler Weise aus dem Phellogen abgeschieden worden sind. Es hat sich nun herausgestellt, dass die mittlere Zellschicht in jeder Schichteneinheit total verkorkt ist; in älteren Korkpartien füllen sich diese Zellen allein mit einer homogenen, braunrothen Masse an, welche als Phlobaphen gedeutet werden muss. Im Gegensatz zu diesen Zellen sind die Intercellularen zwischen sich lassenden Zellen des Korkes gar nicht verkorkt. Sie färben sich mit Chlorzinkjod blau und lösen sich in concentrirter Schwefelsäure vollständig auf.

Es war von hohem Interesse zu erfahren, ob über diese eigenartige Schichtenbildung des Korkes bei *Spiraea filipendula* in der Litteratur bereits Mittheilungen vorliegen, oder ob möglicherweise bei andern Pflanzen eine entsprechende Sonderung im Korke vorkommt. Auffälligerweise giebt Seignette in seiner Specialarbeit[62]) Nichts über diese eigenartige Beschaffenheit des Knollenkorkes von *Spiraea filipendula* an, er sagt bezüglich desselben nur:

62) Vergl. Note sur les tubercules du Spiraea filipendula et du veratrum album Bull. soc. bot. 1889. tom. 36 (5).

„Le liège forme deux zones concentriques la plus intérieure est formée de cellules jeunes d'une épaisseur de dix à quinze cellules; la plus extérieure, sèche et en voie d'exfoliation."

Dagegen findet sich ein typisches Beispiel einer ähnlichen Korkbildung für *Heterocentron roseum* von Vöchting[63]) angeführt.

Vöchting sagt: In der bezeichneten Schicht wird die Korkbildung eingeleitet durch Auftreten von zarten Tangentialwänden, denen in jeder Zelle in centripetaler Richtung rasch eine zweite folgt, nachdem eine kurze Radialstreckung der Elemente voraufgegangen ist. Gleich nach dem Auftreten der ersten Wände bilden sich an ihren Ansatzstellen kleine Intercellularräume, welche den nächstfolgenden fehlen. Die Ansatzstellen der Tangentialwände können in je zwei benachbarten Elementen auf genau gleicher Radialhöhe stattfinden, oder sie können nur wenig von einander abweichen. Durch die beiden neu aufgetretenen Wände ist die ursprüngliche Mutterzelle in drei Elemente zerfallen, deren äusseres und inneres grösser, das mittlere dagegen kleiner und von tangential verlängerter Gestalt ist.

Die gleiche Ansicht einer von zwei aufeinanderfolgenden Tangentialwänden in drei Tochterzellen, deren mittlere tangential gestreckt erscheint, wird erzeugt von den oben erwähnten Schichteneinheiten im Kork der *Spiraea*-Knollen.

Der Verfolg der Entwicklungsgeschichte lässt, aber zweifellos erkennen, dass die Abgrenzung der Schichteneinheit zunächst nur durch das Auftreten der geschilderten Intercellularen bedingt ist.

In Wirklichkeit theilt sich das Phellogen, wie schon oben angegeben, in normaler Weise; seine nach aussen geschobenen Tochterzellen erleiden keine weitere Theilung mehr.

Der von Vöchting bei *Heterocentron* beobachtete Fall weicht übrigens von *Spiraea* insofern noch ab, als bei ersterer Pflanze nach Vöchting die mittlere der drei Zellen der Korkschicht nachträglich eine radiale Streckung erfährt.

Die Korkbildung von *Heterocentron roseum* ist später von v. Höhnel nochmals untersucht worden[64]).

Es ist bekannt, dass von Höhnel in der angeführten Arbeit das vom Phellogen nach aussen abgeschiedene Gewebe als Phellem bezeichnet (l. c. p. 94) und dass sich dasselbe häufig aus regelmässig wechselnden Lamellen verkorkter und nicht verkorkter Zellen gliedert. Die nicht verkorkten Schichten bezeichnet er als Phelloid (ebendort S. 94).

Bezüglich des Phelloids von Höhnel ist noch zu erwähnen, dass schon E. Weiss in seiner Arbeit, Flora 1880, S. 98 bei *Oenothera biennis*

[63]) Bau und Entwicklung des Stammes der *Melastomeen* in Haustein. botan. Abh. III. Bd. S. 49 u. 50.

[64]) v. Höhnel: Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzb. Akad. Wiss. Wien 1877. Bd. 76. I. Abth. v. Höhnel citirt an dieser Stelle die Vöchting'schen Angaben nicht ganz korrekt, wenn er die mittlere der drei Zellen sich rasch tangential strecken lässt.

beobachtet hatte, dass bei Beginn der Korkbildung die primäre Korkmutterzelle durch zwei Tangentialwände in drei Zellen sich theilt, wobei die mittlere sofort zur Korkzelle wird, die äussere und innere aber Cellulosezellen bleiben.

Die Phelloidschichten sind nun gerade diejenigen, welche wiederholt von Intercellularen durchsetzt werden[65]).

Bei *Heterocentron* sollen nun nach v. Höhnel die Phellemzellen sich in Streifen von je zwei Zellen Breite (nicht also wie Vöchting angiebt von drei Zellen) sondern.

Jeder Streifen besteht aus einer äusseren Korkzelllage und einer inneren Phelloidzelllage.

Nach meinen obenangeführten Untersuchungen ist eine ganz ähnliche Sonderung in Phelloid und Korkzellen auch bei *Spiraea filipendula* vorhanden und zwar sind von den drei Zellen jeder Schichteneinheit die äussere und die innere Zelle nicht verkorkt, also Phelloidzellen, was auch mit dem Vorhandensein der Intercellularen in Einklang steht; die mittlere der drei Zellen einer Schicht ist dagegen eine echte Korkzelle, deren Wand ringsum resistent gegen Schwefelsäure ist. Auch bilden sich an ihren Kanten keine Intercellularen aus.

Fasst man die gesammten Phellemmassen von *Spiraea* ins Auge, so folgen in regelmässigem Wechsel aufeinander je zwei, Intercellularen zwischen sich lassende Phelloidschichten, dann eine einfache Schicht und so fort. Behandelt man einen Querschnitt mit concentr. Schwefelsäure so bleiben innerhalb der resistenten Endodermis, in ungefähr gleichen Abständen successive engere Ringe resistenter Zellen (eben die erwähnten Korkzellen) erhalten und erwecken den Eindruck, als habe centripetal eine wiederholte Bildung von Endodermen stattgefunden.

Unter den von Höhnel behandelten Fällen schliesst sich dem von mir beobachteten Verhalten von *Spriaea filipendula* die Korkbildung von *Rubus odoratus* an. Es heisst darüber „Jedes Korkblatt besteht normaler Weise aus drei Zellschichten, von welchen die mittlere wahrer Kork ist, die beiden anderen sind Phelloid. l. c. von Höhnel p. 100."

Ein minimaler Unterschied besteht nur darin, dass die Braunfärbung im Korke von *Rubus* nach von Höhnel von den Zellwänden der Phelloidschichten herrührt, während die Korkzellen spärlichen Inhalt zeigen und fast farblos sind.

Bei *Spiraea* treten wie schon oben erwähnt, wenigstens im älteren Phellem die Korkzellringe wegen des rothbraunen Inhalts zwischen den inhaltsärmeren Phellemschichten deutlich hervor.

Unterhalb des Pericambialkorks im Knollenträger liegen noch etwa vier

---

65) Später ist von Klebahn (Rindenporen, Jena 1884) der Vorschlag gemacht worden, die durch Intercellularen sich von einander sondernden Phelloidzellen als Chloriphelloid zu bezeichnen. l. c. Zeitschrift f. Naturw. Bd. 17. S. 546.

Schichten parenchymatischen Pericambiumgewebes. Dann folgen die obenerwähnten collateralen Sekundärbündel mit schwach entwickeltem, sehr englumigen Phloem und deutlicher Cambiumzone, welche sich nach rechts und links ausserordentlich deutlich als Interfascicularcambium fortsetzt. Innerhalb des dadurch geschlossen erscheinenden Cambiumringes liegt das markstrahlartige Gewebe, in welchem viele zerstreut liegende Zellen mit Kalkdrusen erfüllt sind. Die mit den Sekundärbündeln alternirenden primären Gefässgruppen liegen ca. sechs bis sieben Schichten unterhalb des Interfascicularcambiums.

Die Gefässe verhalten sich fast genau, wie in der Normalwurzel.

Die gesammte primäre Rinde der entwickelten Knolle von der Epidermis bis zur Endodermis ist infolge der Pericambialkorkbildung abgestorben und theilweise abgestossen, zum Theil zu einer braunen Masse zusammengequetscht. Pericambialkork ist stark entwickelt und von derselben Beschaffenheit wie für den Knollenträger beschrieben. Ausserdem bleiben noch unterhalb des Korkes vom Pericambium drei bis vier Schichten Pericambialparenchym erhalten, dessen Zellen mit kleinen Stärkekörnern dicht erfüllt sind. Die Parenchymzellen, welche in der nicht verdickten Wurzel axil gestreckt sind, werden beim Uebergang in die Knolle isodiametrisch und innerhalb der stark entwickelten Knolle stark quergestreckt. Die Tüpfelung der Zellen giebt keinen Anhalt über die Leitung plastischer Stoffe.

Der Gefässcylinder zeigt drei bis acht, gewöhnlich fünf primäre Gefässgruppen; in der Peripherie liegen fünf alternirende Sekundärbündel.

Ihre sekundären Xylemgruppen bestehen nur aus wenigen meist deutlich radialgerichteten Gefässen, reichen aber centrumwärts gewöhnlich nicht weiter als bis zur fünften oder sechsten Zellschicht des die Hauptmasse des Centralcylinders bildenden Parenchyms. Auf dem gleichen Radius mit den sekundären Gefässgruppen sieht man nach dem Centrum zu hin und wieder noch ein einzelnes Gefäss.

Das Knollenparenchym lässt mehr oder minder deutlich eine radiale Reihung erkennen und prägt sich schon darin seine sekundäre Entstehung aus. Letztere verräth sich aber in jüngeren Knollen dadurch, dass die peripherischen Schichten nach Art eines normalen Cambiums tangentiale Theilwände erkennen lassen. Bei älteren Knollen sieht man nur, dass die äussersten Parenchymzellen in radialer Richtung weniger gestreckt sind, als die auf gleichem Radius ihnen vorangehenden. Zweifellos ist es aber, dass ausser diesem Sekundärwachsthum das Knollenparenchym an Masse dadurch gewinnt, dass intercalare Theilungen allerorts stattfinden, die sich jedoch immer so vollziehen, dass die intercalare Wand tangential gerichtet ist.

Kalkoxalatdrusen finden sich durch das ganze Parenchym des Centralcylinders zerstreut vor, jedoch nicht im Pericambiumgewebe.

Das parenchymatische, mit wenigen unregelmässigen Intercellularen durchsetzte Zellengewebe der Knolle besteht aus ziemlich isodiametrischen fast rundlichen Zellen, die mit Stärkekörnern angefüllt sind. Dieselben sind

übrigens bedeutend grösser, wie die im Pericambium liegenden; ihrer Form nach erinnern sie an diejenigen der Kartoffelknolle, obwohl sie etwas unregelmässiger bezüglich des Umrisses und auch ihrer Grösse sind.

Behandelt man Querschnitte der Knolle mit Kaliumbichromatlösung, so lassen sich zahlreiche, vom Centrum aus strahlenförmig angeordnete braune Schläuche, die mit Gerbstoff angefüllt sind und gleichzeitig Stärke enthalten, erkennen. Jene Färbung mit Kaliumbichromatlösung ergiebt ferner einen ausserordentlichen Reichthum von Gerbstoffen im Pericambialkork und in dem darunterliegenden Pericambialparenchym.

In letzterem erscheinen die sepiabraunen Niederschläge in tangentialen, schmalen Streifen, wodurch der Gegensatz gegen die radiale Anordnung der gerbstofführenden Zellen des Knollenparenchyms sehr scharf hervortritt[66]).

Das Xylem besteht zum Theil aus Gefässen, welche neben zahlreichen Tüpfeln netzförmige und leiterförmige Verdickung zeigen.

Die Phloembildung ist in der Knolle ausserordentlich reducirt. Zunächst liegt vor jeder Gruppe sekundärer Gefässe, also in collateraler Anordnung, ein äusserst zartwandiges Gewebe, an welchem sich der Charakter der einzelnen Elemente nicht entscheiden lässt.

Die Phloemelemente sind sämmtlich mit Plasma gefüllt. Ausserdem finden sich aber am ganzen Umfange des Centralcylinders der Knolle Phloemgruppen zerstreut vor, die ihre Entstehung durch wiederholte Längstheilungen einzelner Parenchymzellen oder beieinander liegender Gruppen solcher erkennen lassen. Sie scheinen auch sekundären Ursprungs zu sein, weil sie an ihrer Innenseite deutlich ein cambiumartiges Meristem erkennen lassen. Die primären Phloemgruppen sind meistens ganz undeutlich.

Der Markkörper innerhalb der fünf Xylemgruppen unterscheidet sich kaum von dem übrigen stärkereichen Grundgewebe der Knolle. Gegenüber dem Markkörper des Knollenendes hat er an Weite zugenommen. Die Grenze des Markkörpers lässt sich vielleicht als Region dadurch erkennen, dass zwischen je zwei benachbarten Xylemgruppen eine tangentiale Streckung der Parenchymzellen (also radiale Verkürzung) mehr oder weniger deutlich hervortritt.

Legt man sich die Frage vor, ob das reich entwickelte sekundäre Parenchym der Knolle etwa einem stark entwickelten Holzparenchym der sekundären Bündel entspricht, eine Auffassung, welche Seignette (Bull. de la société botanique de France, tom. 36 (5) 1889) vertritt, so muss dem entschieden widersprochen werden.

66) Die Gerbstoffe von *Spiraea* dürften Phloroglucinabkömmlinge sein, welche sich wie bekannt als Derivate des symmetrischen Trioxybenzols d. h. des Phloroglucins auffassen lassen; vergl. Waage, naturw. Wochenschr. 1891. No. 5. S. 44.

Zu dieser Ansicht führte mich die Beobachtung, dass frische Knollenquerschnitte mit Vanillinsalzsäure ausserordentlich schön die Phloroglucinreaktion ergeben, wobei das Phloroglucin in ähnlicher Weise radiale Zellzüge erfüllte, wie sie später die Gerbsäurereaktion ergiebt.

67) Vergl. die Darstellung für *Oxalis* und *Dahlia*.

Gründe hierfür sind: I. Die Parenchymreihen, welche im Radius der primären Gefässgruppen liegen, welche also den eigenthümlichen, breiten Markstrahlen Dickenwachsthum zeigender Wurzeln entsprechen, unterscheiden sich in keiner Weise von dem übrigen Knollenparenchym. Von den primären Gruppen aus lassen sich die Radialreihen des Parenchyms als ein breiter Keil peripheriewärts verfolgen.

II. Die sekundären Xylemplatten sind oft nur als eine Radialreihe von Gefässen entwickelt. Eine tangentiale Breite lässt sich für die Sekundärbündel gar nicht nachweisen. Wäre die Hauptmasse des Parenchyms sekundärem Holzparenchym analog, so sollte man zum mindesten zerstreute Gefässe innerhalb des ganzen Sectors zwischen zwei Primärbündeln erwarten.

III. Der weite Abstand der sekundären Gefässgruppen vom Wurzelcentrum beweist die ausgiebige intercalare Theilung des Parenchyms, während seine Ableitung von einem peripherischen Cambium, wie man es beim Dickenwachsthum erwarten sollte, dagegen zurücktritt.

IV. Auch das Phloem deutet in keiner Weise eine Zusammengehörigkeit der Parenchymmassen zwischen je zwei, von benachbarten primären Xylemgruppen, gezogenen Radien an.

V. Die meisten Knollen zeigen schon äusserlich eigenthümliche Einschnürungen, welche auf einer Seite besonders tief gehen.

Querschnitte an der Verengung zeigen, dass hier eine Verschiebung der Primärgruppen nach dem Rande hin erfolgt und gewöhnlich stösst eine der Primärgruppen an der tiefsten Einbuchtung der Knolle unmittelbar an das Pericambium. Es unterbleibt also die Parenchymbildung in der Richtung dieser Primärgruppe, nicht in der Richtung eines zwischen zwei solchen anzunehmenden Sekundärbündels. Zu gleicher Zeit macht sich eine tangentiale Verbreiterung dieser peripherischen Xylemgruppe auffällig geltend. An jener obenerwähnten Einschnürung ist jedesmal der Austritt einer Nebenwurzel zu beobachten. Es scheint mir nach alledem geboten, die Knollenbildung der *Spiraea filipendula* der ergiebigen Entwicklung des an die primären Xylemplatten sich anschliessenden markstrahlartigen Parenchyms zuzuschreiben.

Die Epidermis des Knollenendes sammt den Rindenschichten sind abgestorben und zum Theil gesprengt, die Wände sind gebräunt. Dagegen ist die Endodermis erhalten und umgiebt den Centralcylinder mit gelbbraunen Wänden. Unter ihr folgen etwa sechs bis sieben Schichten Pericambialkork. Die beiden äussersten Schichten zeigen wie die Endodermis gelbbraune Wände und regelmässige vierseitige Intercellularen. Die übrigen Schichten des Pericambialkorks verhalten sich wie für den Knollenträger beschrieben. Unter dem Pericambialkork liegen noch drei bis vier Schichten Pericambiumparenchyms, welche jedoch keine Stärke führen; dann folgen fast ununterbrochen Phloemmassen, innerhalb deren die primären und sekundären Xylemplatten so eng zusammengedrückt sind, dass sie einen festgeschlossenen Holzkörper constituiren.

In demselben zeigen die primären Gefässgruppen (aus drei, fünf bis acht Gefässen bestehend) etwa dreiseitigen Querschnitt, wobei eine Spitze des Dreiecks nach aussen gewandt ist. Die sekundären Holzgruppen drängen sich unregelmässig zwischen die primären ein; auch sind die Gefässe zum Theil mit sehr dickwandigen Libriformfasern untermischt.

Die Gefässgrugpen umschliessen dicht unterhalb der Knolle einen schwachentwickelten Markkörper, welcher mit Stärkekörnern erfüllt ist; weiter abwärts verschmelzen sämmtliche Xylemgruppen derart mit einander, dass sich primäre und sekundäre kaum noch unterscheiden lassen. Die primären Xylemgruppen sind jedoch an der Beschaffenheit der sehr engen Initialgefässe zu erkennen, welche über den Umkreis der Xylemmasse hervorragen. Auffällig ist dabei, dass die Libriformfasern sich vermehren, auch das Mark zum grösseren Theile verdrängen. Schliesslich bleiben zwischen ihnen nur noch einzelne Markparenchymzellen ohne Stärke erhalten. Durch die Reduktion der sekundären Xylemtheile nimmt das unterste Ende der Wurzel fast normalen, radialen Bau ihres Centralcylinders an.

Die Knollen der letzt besprochenen Gruppe sind wiederum durch gemeinsame Merkmale ausgezeichnet und entbehren nicht charakteristischer Unterschiede. Gemeinsam ist allen das ausgiebige Sekundärwachsthum durch ein Folgemeristem, welches vorwiegend nach der Xylemseite neue Gewebemassen erzeugt. Diese sind aber zum grösseren Theile unverholztes Parenchym, welches einem echten Holzparenchym gleichwerthig erachtet werden muss.

Bei *Oxalis, Dahlia, Cirsium* und *Paeonia* entspricht das Parenchym zweifellos den bei Normalwurzeln vorhandenen sekundären Xylemkeilen, während bei *Spiraea* vorwiegend das markstrahlartige Parenchym in der Fortsetzung der primären Xylemplatten entwickelt wird. Markähnliches Parenchym fehlt bei *Oxalis, Paeonia* und *Cirsium*, während bei *Dahlia* und *Spiraea* das Mark innerhalb der Knolle an Masse zunimmt. Phloemparenchym kommt bei der ganzen Gruppe im Gegensatz zu der vorhergehenden fast gar nicht in Betracht.

In Bezug auf die Ausbildung des sekundären Hautgewebes treten in der Gruppe mannigfaltige Variationen auf. *Oxalis* entbehrt der Korkbildung gänzlich, obwohl die gesammte primäre Rinde obliterirt. Bei *Dahlia* ist die Bildungsstätte des Phellogens (wie bei der Mehrzahl der Monocotyledonen) die primäre Rinde. Bei *Paeonia* ist Pericambialkork mit schwacher Phellodermbildung vorhanden, während bei *Spiraea* Pericambialkork ohne Phelloderm vorliegt und die bisher für Wurzeln noch nicht bekannte Sonderung in echtes Korkgewebe und Chloriphelloid auftritt.

Am Schlusse der vorangehenden Abschnitte habe ich die Resultate in Anknüpfung an die einzelnen Gruppen bereits erläutert. Nichts destoweniger möchte ich auf einige allgemeine Ergebnisse hier zurückkommen. Ich habe ausschliesslich Wurzelknollen in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen; und doch zeigen dieselben nach anatomischen Gesichtspunkten eine grosse Mannigfaltigkeit. Die drei wesentlich verschiedenen Ursachen, auf welchen die Knollenbildung beruht, habe ich schon in der Einleitung erwähnt und in der Anordnung des Stoffes zum Ausdruck gebracht. Hier ist noch Folgendes zu bemerken.

Die auf der geförderten Entwicklung des Rindenparenchyms beruhende Knollenbildung ist die unverhältnissmässig seltenste. Sie bietet keinerlei Complicationen. Die Mehrzahl der Knolle verdankt ihre Entwickelung der eigenartigen Ausbildung des Centralcylinders, insbesondere der Sekundärgewebe desselben. In allen Fällen tritt hierbei vorwiegend die Vermehrung des Parenchyms in den Vordergrund; dieses ist als das typische Speichergewebe anzusehen. Da es für die physiologische Leistung von geringer Bedeutung ist, welchem Gewebe das Sekundärparenchym anatomisch zuzurechnen ist, so beruht die Knollenbildung bald auf der starken Entwickelung extracambialen Phloemparenchyms, bald intracambialen Xylemparenchyms.

Betreffs Ausbildung der einzelnen Gewebearten der Wurzelknollen mit Beziehung auf ihre Function ist Folgendes zu bemerken:

I. Das primäre Hautgewebe kann oberflächlich durch Verkorkung der Epidermis und Exodermis in den Dauerzustand übergehen *(Ficaria, Echeandia, Aconitum, Cirsium).* Bei *Oxalis* wird ein abschliessendes Häutchen durch Zerdrücken der peripherischen Rinden-Parenchymzellen gebildet.

II. In allen übrigen Fällen schützt sich die Knolle nach aussen durch Peridermbildung und zwar zeigt das Knollenperiderm alle Formen der Entwickelung und Ausbildung, welche bisher an oberirdischen Achsen bekannt geworden sind.

Einfache Korkbildung ohne Phellodermabscheidung findet sich bei *Tradescantia crassifolia, Dahlia variabilis, Oenanthe gymnorrhiza, Thladiantha dubia* und *Spiraea filipend.* Korkbildung mit gleichzeitiger Phellodermabscheidung tritt nur selten auf. Beschränkte Phellodermbildung zeigen die Knollen von *Paeonia officinalis* und *Oenanthe globulosa.* Im letzteren Falle übernimmt das Phelloderm in auffälliger Weise eine mechanische Function.

Eine deutliche Sonderung des Phellems in Kork und Chloriphelloid ist bisher bei Wurzeln nicht bekannt gewesen. Die Knollen von *Spiraea filipendula* bieten hierfür ein vortreffliches Beispiel.

III. Die Anlegung des Phellogens findet statt:

„In der primären Rinde bei *Tradescantia* und *Dahlia* (Oberflächenperiderm. s. str.).

Im Pericambium bei *Oenanthe gymnorrhiza* und *globulosa, Thladiantha dubia, Paeonia* und *Spiraea filipendula* (Pericambialkork)".

IV. In Fällen, wo die Peridermbildung gering ist oder ganz fehlt, folgen die primären Rindenzellen durch Einschieben von Radialwänden dem Dickenwachsthum der Knollen.

Hierzu gehören *Aconitum, Dahlia* und *Cirsium*. Es tritt hierbei keine Vermehrung der Rindenschichten ein.

Die Variationen der Leitungsbahnen stehen mit dem Bedürfniss der Ab- und Zuleitung der Reservestoffe in engem Zusammenhang. Knollenende, Knolle und Knollenträger variiren in der Ausbildung der Leitungsbahnen für Wasser (der leitenden Xylemelemente) und der Leitungsbahnen für plastische Substanzen (der leitenden Phloemelemente). Ein durchgreifender Unterschied zwischen dem Durchmesser der Gefässe und Tracheiden in den Knollen gegenüber dem der Normalwurzeln wurde nicht beobachtet.

Durchweg liess sich feststellen, dass die Zahl der Gefässe innerhalb der Knolle relativ geringer ist als im Knollenende und im Knollenträger. Am auffälligsten tritt dies in denjenigen Fällen hervor, wo oberhalb und unterhalb der Knolle kräftige Sekundärbündel zur Entwicklung kommen.

Die eiweissleitenden Phloemelemente finden in den Knollen keine bevorzugte Entwicklung. Eine Eigenheit zeigt sich höchstens darin, dass die Phloemtheile, nicht wie es sonst Regel, compacte Stränge bilden, sondern statt dessen eine Auflösung in einzelne oft nur aus wenigen Siebröhren mit ihren Geleitzellen bestehende Gruppen erfahren. Bei *Thladiantha* und *Aconitum* wird ihr Zusammenhang zu einem System durch Siebröhrencommissuren erreicht*).

In Correlation mit den leitenden Elementen stehen die festigenden Elemente (Bastfasern und Libriform). Innerhalb der Knollen vermindert sich die Zahl derselben, so dass sich zum Theil der zugfeste Bau kaum noch angedeutet findet.

Dem Wesen der Knollen entsprechend ist das Speichersystem durch die massige Ausbildung des lebenden Parenchyms ausgezeichnet. Diese Thatsache findet ihre naturgemässe Erklärung darin, dass derjenige Ort, an welchem die zur Aufspeicherung bestimmten Substanzen behufs der Ansammlung aufgehalten werden, auch zugleich der Ort für eine ausgiebige Stoffumwandlung sein muss, denn nur in den seltensten Fällen dürften die einwandernden Stoffe bereits die Form der gespeicherten haben. Die Umwandlung erfordert zweifellos eine beträchtliche Arbeitsleistung seitens der Pflanze und im vorliegenden Falle kann solche natürlich nur von lebenden Zellen bewirkt werden. Die geeignetste Zellform ist hierbei die Parenchymzelle.

In Uebereinstimmung mit der Lebensthätigkeit der Knollen steht die Ablagerung von solchen Substanzen, welche dem Stoffwechselprocesse entzogen werden. Beachtenswerth ist nach dieser Richtung die reichliche Ausscheidung von Kalkoxalat, besonders bei *Tradescantia, Spiraea* und *Paeonia*; ferner die Ablagerung von Gerbstoffen.

*) Eine ähnliche Auflösung besteht für die Xylembündel insofern, als häufig einzelne Gefässgruppen bezw. isolirte Gefässe im Parenchym verlaufen.

Ob die für *Oenanthe, Dahlia* und *Cirsium* besprochene Vermehrung der Sekretcanäle von demselben Gesichtspunkte zu betrachten ist, möchte ich unentschieden lassen. Dafür spricht aber jedenfalls die Thatsache, dass die besprochenen Canäle ausschliesslich innerhalb der Knolle eine Vermehrung erfahren.

Schliesslich ist noch die Frage aufzuwerfen, ob etwa das Speicherparenchym Eigenschaften besitzt, welche auf die Erleichterung der Zu- und Ableitung der gespeicherten Stoffe hindeuten. Die daraufhin gerichteten Untersuchungen ergaben kein bestimmtes Resultat. Weder auf tangentialen, noch radialen Längsschnitten liess sich eine Anordnung der Parenchymzellen, etwa in deutlichen Kurven nach den Bündeln, bezw. deren einzelnen Elementen hin oder in Richtung auf den Knollenträger nachweisen. Vielleicht sind besondere, in der Anordnung der Parenchymzellen sich aussprechende Leitungsbahnen entbehrlich, weil die Parenchymzellen in den Knollen fast durchweg zartwandig sind, so dass ein osmotischer Austausch nach allen Seiten hin ohne Schwierigkeit ermöglicht ist. Dieser Austausch wird nöthigenfalls durch zahlreiche einfache Tüpfel befördert.

Vorstehende Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institut hiesiger Universität vorgenommen, und benutze ich gern diese Gelegenheit, Herrn Professor Dr. Kny und Herrn Privatdozenten Dr. Carl Müller für freundlichen Rath und mir zu Theil gewordene Belehrung meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.